FLORA

ODER ALLGEMEINE BOTANISCHE ZEITUNG

HERAUSGEGEBEN VON

DR. O. RENNER

PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT JENA

NEUE FOLGE. 34. BAND

DER GANZEN REIHE 134. BAND

VIERTES (SCHLUSS-) HEFT

MIT 42 ABBILDUNGEN IM TEX

Nachlaß von Prof. N. Malta

JENA

VERLAG VON GUSTAV FISCHER

1940

Flora. N. F. Band 34	Heft 4	S. 311—432, Jena, 25. 10. 1940

Inhaltsverzeichnis.

Seite

RUGE, ULRICH, Kritische zell- und entwicklungsphysiologische Untersuchungen an den Blattzähnen von *Helodea densa*. Mit 9 Abbildungen im Text . . . . . 311—376

HERZOG, GUDRUN, Genetische und cytologische Untersuchungen über 15-chromosomige Mutanten von *Oenothera biennis* und *Oenothera Lamarckiana*. Mit 33 Abbildungen im Text . . . . . 377—432

Bandtitel und Inhalt

Die „Flora" erscheint zwanglos in einzeln berechneten Heften. Je 4 Hefte bilden einen Band. Im Jahre 1940 wird ein Band ausgegeben, dessen Gesamtpreis RM 40.— nicht überschreiten wird.

Manuskripte in deutscher Sprache, völlig druckfertig in Maschinenschrift, sind zu richten an Prof. Dr. O. Renner, Jena, Botanisches Institut.

Äußerste Kürze wird allen Mitarbeitern zur Pflicht gemacht. Tabellen und Abbildungen sind auf das unumgänglich Nötige zu beschränken.

Verfassernamen sind dort, wo sie im Druck hervorgehoben werden sollen — nicht grundsätzlich, z. B. nicht bei öfterer Wiederholung — gerade zu unterstreichen, lateinische Namen sind gewellt zu unterstreichen. Die Texte zu den Abbildungen sind auf besonderem Blatt gesammelt beizugeben.

Verlag von Gustav Fischer in Jena *Neue Veröffentlichung*

Vegetationskunde des Schwarzwaldes

Von

J. und M. Bartsch

Mit 2 Karten und 65 Abbildungen im Text

(„Pflanzensoziologie". Vegetationskundliche Gebietsmonographien, hrsg. von der Reichsstelle für Naturschutz. Band 4.)

X, 229 S. gr. 8° 1940 RM 12.—, geb. 13.50

Inhalt: 1. Abgrenzung des Untersuchungsgebietes und geologisch-morphologisches Gesamtbild des Schwarzwaldes. 2. Das Klima. 3. Die Böden. 4. Der Einfluß des Menschen auf die Pflanzenwelt. 5. Überblick über die vorkommenden Pflanzengesellschaften. 6. Die Unkrautgesellschaften der Getreideäcker. 7. Die Gesellschaften des *Polygono-Chenopodion polyspermi*. 8. Die Zwergbinsengesellschaften. 9. Die Quellflurgesellschaften. 10. Subalpine Hochstaudengesellschaften. 11. Erstbesiedlung von grusigem Granitboden. 12. Kleinseggengesellschaften. 13. Borstgrasweiden. 14. Die Rotschwingel-Bergwiese. 15. Die Ginsterheiden. 16. Die Hochmoore. 17. Die subalpinen Zwergstrauchheiden. 18. Die Fichtenwälder. 19. Der Eichen-Birkenwald. 20. Die Bestände der Waldkiefer. 21. Fragmente des basiphilen Eichenwaldverbandes. 22. Die Weißtannen-Buchenwälder. 23. Der feuchte Buchenmischwald. 24. Der bachbegleitende Eschenwald. 25. Der Schluchtwald. 26. Lindenreiche Initialgesellschaften auf Blockhalden. 27. Der Grauerlenwald. 28. Der subalpine Buchen-Bergahorn- (Fichten-) Mischwald. 29. Die Wald- und Baumgrenze im Schwarzwald. / Schlußbetrachtung. / Literaturverzeichnis.

587 426

Kritische zell- und entwicklungsphysiologi[redacted] Untersuchungen an den Blattzähnen von *Helodea densa*[1])

Nachdruck von Prof. N. M[redacted]

Von **Ulrich Ruge.**

(Aus dem Botanischen Institut der Universität Greifswald.)

Mit 9 Abbildungen im Text.

Inhalt.

	Seite
Einleitung	311
Methodik	313
Experimenteller Teil	318
1. Plasmolyseort	318
2. Viskosität des Zytoplasmas	322
A. Besprechung der plasmolytischen Methoden zur Bestimmung der Plasmaviskosität	326
a) Plasmolysezeit-Methode	326
b) Plasmolyseform- „	329
B. Experimentelle Untersuchungen zur Bestimmung der Zytoplasmaviskosität	330
a) Plasmolyseform-Methode	332
b) Plasmolysezeit- „	333
c) Zentrifugier-Methode	341
d) Weitere Methoden	343
3. Untersuchungen über den Diffusionswiderstand im Helodea-Blatt	345
4. Nachweis einer Kutikula	360
Besprechung der Ergebnisse	364
Zusammenfassung der Ergebnisse	371
Literatur	372

Einleitung.

An den Blättern der verschiedenen Wasserpest-Arten sind bisher sehr zahlreiche zellphysiologische Untersuchungen durchgeführt worden. Dabei ergaben die Bestimmungen des osmotischen Wertes und der Stärkeverteilung, der Plasmolyse-Form und -Zeit, der Permeabilität und Vitalfärbung, der Resistenz gegenüber den verschiedenen organischen wie anorganischen Stoffen, wie gegenüber Kälte- und Wärme-Einwirkungen zum Teil recht erhebliche Unterschiede in den einzelnen Bezirken des Blattes. Auf Grund dieser ausgedehnten Untersuchungen konnte es nun gelingen, mehrere zellphysiologische Gradienten abzuleiten und eine „Verteilungskarte der von der protoplasmatischen Pflanzenanatomie aufgedeckten Orte physiologischer Verschiedenheit bei morphologischer Gleichheit“ (Drawert, 1937 b) für das *Helodea*-Blatt zu

1) Habilitationsschrift der Philosophischen Fakultät der Universität Greifswald.

zeichnen. Ist dieses Objekt zellphysiologisch nun so weitgehend analysiert, so muß es ständig zu neuen Untersuchungen anregen. Denn für die heute wichtig erscheinenden Fragen ist es von ganz besonderer Bedeutung, mit einem physiologisch möglichst bekannten Objekt arbeiten zu können.

Die weiteren Vorzüge, die die *Helodea*-Blätter für Laboratoriumsversuche bieten, sind bekannt. Zunächst läßt sich diese Wasserpflanze sehr leicht während des ganzen Jahres in Aquarien kultivieren. Sodann sind die Blätter anatomisch sehr einfach gebaut, indem das Blattfeld allein aus zwei Zellschichten besteht, die sowohl morphologisch (Solereder, 1913) als auch physiologisch, wie sich später herausstellte, leicht unterschieden werden können. Zudem darf es für zellphysiologische Untersuchungen nicht als unwesentlich angesehen werden, daß *Helodea* eben eine Wasserpflanze ist. Es kann hier also bei Vitalfärbungsversuchen z. B. das Medium keine Schädigungen bewirken, mit denen für Landpflanzen bei derartigen Versuchen gerechnet werden muß.

Schließlich bietet ein junges *Helodea*-Blatt für entwicklungsphysiologische Fragen noch den wesentlichen Vorteil, daß sich ein solches Blatt aus der Sproßknospe in drei nicht allzu kleine Zonen aufteilen läßt, nämlich in die meristematische, Streckungs- und Dauerzone. An einem solchen Gewebestreifen, der zur mikroskopischen Untersuchung allein von der Sproßachse abgetrennt zu werden braucht, aber keiner weiteren Präparation bedarf, liegen also Zellen in den drei wachstumsphysiologisch wichtigsten Entwicklungsstadien vor.

Für zell- und entwicklungsphysiologische Studien sollten nun die Trichome am Blattrande noch besonders geeignet sein. Denn sie bestehen ja aus einer einzigen Zelle, und an einem etwa 7 mm langen Blatt lassen sich morphologisch zehn Entwicklungsstadien leicht unterscheiden. Diese Überlegungen veranlaßten mich, in Fortsetzung vor allem der Untersuchungen von Strugger (1932, 1933, 1934) die protoplasmatischen Veränderungen während der Zelldifferenzierung gerade an den Blattzähnen von *Helodea densa* weiter zu studieren. Es sind nämlich die von Strugger aufgefundenen Zusammenhänge zwischen dem Viskositätsgrad des Zytoplasmas und dem Streckungswachstum noch nicht völlig geklärt. Aber auch eine von Borriss (1938) geäußerte Vermutung, daß eine Korrelation zwischen dem Hydratationsgrad der Plasmakolloide und der Bildung wie Sekretion von Membransubstanzen bestehen soll, mußte sich an den Blattzähnen besonders leicht nachprüfen lassen, da hier die Membranen in einem bestimmten Entwicklungsstadium ein sehr ausgeprägtes Appositionswachstum zeigen.

Doch sehr bald stellten sich in den verschiedenen Versuchsreihen methodische Schwierigkeiten heraus, die keine genauen Aussagen über die protoplasmatischen Veränderungen während der Zelldifferenzierung erlaubten. Da nun bisher trotz der so zahlreichen Untersuchungen am *Helodea*-Blatt nur sehr wenige und dazu nicht begründete Angaben über diese vor allem im Objekt, aber auch in der Versuchsanstellung begründeten Schwierigkeiten vorliegen, sollten die Ergebnisse hier dennoch dargestellt und analysiert werden. Dazu ist es einmal notwendig, die in der Zellphysiologie üblichen Methoden genauer auf ihre möglichen Fehlerquellen zu untersuchen. Zum anderen muß dies „zellphysiologisch so gut bekannte Objekt" anatomisch näher studiert und überhaupt geprüft werden, ob die *Helodea*-Blätter für derartige Untersuchungen ein so günstiges Objekt darstellen, wie bisher angenommen wurde. Daneben soll schließlich noch eine kritische Zusammenfassung der bis heute bekannt gewordenen Angaben über Zusammenhänge zwischen den Wachstumsprozessen und dem Viskositätsgrad der Plasmakolloide gegeben werden.

Methodik.

Zu den Hauptversuchen benützte ich Pflanzen der *Helodea densa*, die in den Sommermonaten in einem Freilandbecken üppig wucherten und blühten. Zu einigen Vor- und Nachuntersuchungen war ich allerdings genötigt, Pflanzen einem Wasserbecken zu entnehmen, das in einem hellen Versuchshaus stand. — Bei Wiederholungen der wichtigsten Versuche während fast einer ganzen Vegetationsperiode ergaben sich für die hier aufgeworfenen Fragen nur unwesentliche jahreszeitliche Schwankungen.

Die Wasserpest wurde zu jedem Versuch täglich von ihrem Standort geholt und in Leitungswasser kurz abgespült. Alsdann trennte ich mit einem scharfen Skalpell die Blättchen aus der Sproßknospe heraus und gab diese etwa 6—8 mm langen isolierten Blättchen in die jeweiligen Versuchslösungen. Soweit im folgenden nicht ausdrücklich etwas anderes angegeben ist, wurden diese stets in Leitungswasser angesetzt. Mit reichlichen Mengen dieser Lösungen beschickte ich sodann kleine Esmarchschälchen aus Super-Hagol-Glas, in die zugleich die abpräparierten Blätter kamen. Sie standen im Arbeitszimmer bei 18—20°. Mittels eines weichen Pinsels überführte ich einzelne Blättchen auf den Objektträger. War es nicht möglich, das Objekt nach der mikroskopischen Durchmusterung sogleich in das Esmarchschälchen zurückzugeben, so wurde durch Abkitten des Deckglases mit erwärmter Vaseline oder

zumindest durch sehr reichliches Bemessen der mit den Blättern auf den Objektträger gegebenen Flüssigkeitsmenge dafür Sorge getragen, daß sich die Konzentration der Versuchslösungen durch Wasserverdunstung möglichst wenig während des Versuches änderte.

Als Plasmolytikum wählte ich vor allem gewichtsmolare Lösungen von $CaCl_2$, da dieses das Zytoplasma am wenigsten zu schädigen scheint, andererseits aber auch besonders deutliche Unterschiede in der Plasmolyse-

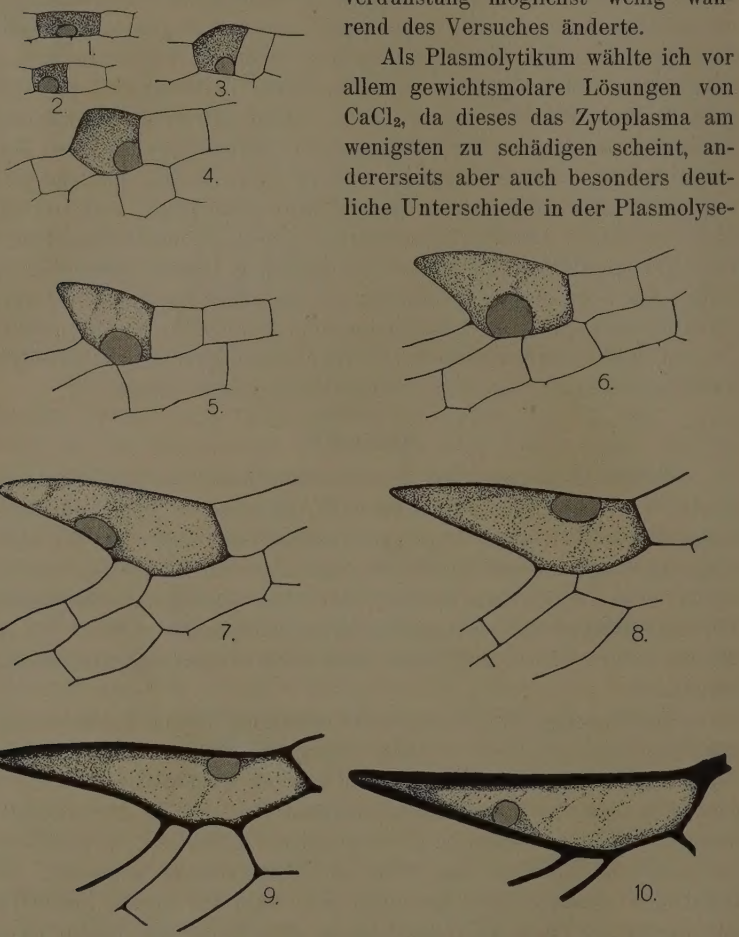


Abb. 1. Darstellung der Entwicklungsstadien der Trichome von *Helodea densa* (Vergr. 217 fach).

form und -zeit bewirkt. Zum Vergleich kamen auch das antagonistisch wirkende KNO_3, Nichtelektrolyte wie Traubenzucker und schließlich das Brennersche Gemisch (Brenner, 1920) zur Anwendung. —

Die entwicklungsphysiologischen Untersuchungen sollten sich auf verschieden stark differenzierte Blattzähne beschränken. Um dazu im folgenden die einzelnen Stadien leichter kennzeichnen zu können, sei hier die Entwicklung eines solchen Trichomes dargestellt. (Vergl. Abb. 1. Diese Darstellungen wurden mit Hilfe eines Abbeschen Zeichenapparates bei 650facher Vergrößerung angefertigt.)

Die Blattzähne differenzieren sich aus den Blattrandzellen heraus. Hier erkennt man ganz am Grunde des Blattes einzelne etwas größere und vor allem längere Zellen, die wie die anderen Zellen dieser Zone einen typisch meristematischen Charakter zeigen. Etwas weiter zur Blattzahnspitze, wohin die Trichomentwicklung ja fortschreitet, findet sich die gleiche Zellform am Blattrande, wie sie eben gekennzeichnet wurde und als Entwicklungstadium 1 bezeichnet werden soll, wieder; sie ist jetzt aber durch eine zarte antikline Membran geteilt. Stadium 2. (Im folgenden „Stadium" mit St. abgekürzt.) Während sich nun die eine Teilzelle zu einer normalen Randzelle weiter entwickelt, differenziert sich die andere zu dem Blattzahn, nachdem sie sich oft vorher nochmals teilte. Die Außenmembran der apikalen Tochterzelle wölbt sich nun etwas vor (St. 3) und bildet zum St. 4 bereits einen deutlich erkennbaren „Höcker".

Bis zu diesem Entwicklungsstadium ist in der Trichomanlage wie in den Nachbarzellen eine Vakuolisierung trotz der starken Volumenvergrößerung noch nicht zu erkennen. Die ganze Zelle bleibt vielmehr mit Protoplasma und Reservestoffen voll angefüllt. Viele Mikrosomen machen sich allein durch ihr stärkeres Lichtbrechungsvermögen bemerkbar. Während der weiteren Differenzierung erscheint dann das Plasma schaumig, es bildet sich das Vakuom aus, zunächst mehrere Bläschen, die später zu einer großen Vakuole zusammenfließen. Gleichzeitig (St. 5) setzt aber vor allem ein deutliches Streckungswachstum der Spitzenmembranen ein, von denen wir am optischen Querschnitt eine kürzere apikale von einer längeren basalen unterscheiden wollen. Von den anderen Zellwänden sollen im folgenden die periklin verlaufende als Grundmembran, die beiden Antiklinen dagegen, die gleichzeitig die Begrenzung der nicht differenzierten Randzellen darstellen und somit auch nicht über die von jenen umsäumte Blattfläche hinausragen, als Seitenwände — im Gegensatz zu den Spitzenmembranen — bezeichnet werden. Über das Entwicklungsstadium 6 hinaus zum St. 7 verlängern sich nun die Spitzenmembranen ständig weiter und zwar die basale im stärkeren Maße als die apikale, sodaß sich der Blattzahn allmählich immer stärker zur Blattspitze hinneigt. Weniger stark ist dagegen das Streckungswachstum der Grund- und vor allem der beiden Seitenmembranen.

Bis zum St. 7 sind nun alle Zellwände des Trichomes äußerst zart, jedoch ziemlich starr. Es hat hier aber noch kein Appositionswachstum eingesetzt. Das beginnt erst mit dem Übergang zum St. 8. Immer neue Zelluloselamellen lagern sich nun auf die alten Membranen des Trichoms auf, doch ist eine Lamellenbildung an solchen unbehandelten Zähnen noch nicht zu erkennen. Sie wird vielmehr erst an bedeutend älteren Entwicklungsstadien sichtbar, wie sie sich an ausgewachsenen Blättern finden. Doch nicht an allen Membranen ist das Appositionswachstum gleich stark. Vor allem fällt es jedoch auf, daß an der Zahnspitze ein feiner, mit Plasma ausgefüllter Kanal bestehen bleibt, der bis dicht an die Außengrenze des Trichomes reicht. Die St. 8—10 lassen sich demnach vor allem nach der Dicke der Membranen unterscheiden; aber auch die Zellgröße nimmt, wenn auch nicht mehr in dem Maße wie in den vorhergehenden Stadien, weiter zu. Die Blattzähne vergrößern ihr Volumen also bis zum St. 10, das bei den vorliegenden 6—8 mm langen Blättchen die höchste Entwicklungsstufe darstellt; größere Trichome finden sich an älteren Blättern. Ob die Angabe von Borriss (1938), daß das Streckungswachstum in den Blattzähnen der *Helodea densa* bereits früher eingestellt wird, darauf beruht, daß er mit einem anderen Klon dieser Wasserpflanze arbeitete, soll hier nicht entschieden werden.

Mit dem St. 7—8 setzt im allgemeinen auch die Ergrünung der Plastiden ein, doch bleiben sie in den Blattzähnen viel kleiner als im Blattfeld und sind dort auch weniger dunkelgrün gefärbt als hier. Anthocyan wurde in den von mir untersuchten Blattzähnen nicht ausgebildet.

Um mir während der experimentellen Arbeit eine genaue Klassierung der einzelnen Blattzahnstadien zu ermöglichen, die auf der eben beschriebenen fußt, legte ich stets neben das Mikroskop die in Abb. 1 dargestellten Zeichnungen. Doch übt sich das Auge sehr bald so, daß die Kontrolle kaum noch einmal nötig ist. —

Schließlich sollen nun noch Angaben darüber folgen, wie viele der einzelnen Trichom-Entwicklungsstadien sich an einem 6—8 mm langen *Helodea*-Blatt finden. Natürlich lassen sich dazu keine genauen Zahlen angeben. Als Durchschnitt von etwa 90 Blättern fand ich aber für ein Blatt folgende Werte:

Entwicklungsstadium:	3	4	5	6	7	8	9	10
Anzahl pro Blatt:	8,7	5,2	3,6	4,1	8,1	6,6	5,2	4,3

Für die beiden jüngsten Stadien lassen sich entsprechende Angaben kaum machen, da sie sich nur sehr schwer auffinden lassen. Die Verteilung der Trichome auf den Blattrand zeigt Abb. 2.

Obgleich Veränderungen in der Lage und Form des Zellkernes im Rahmen dieser Untersuchung weniger bedeutsam erscheinen, seien

doch einige Sätze darüber gesagt. In den jüngsten Trichomen liegt der Nucleus im allgemeinen in der Mitte der Grundmembran, wandert aber bald von dort in den Winkel zwischen der Periklinen und der basalen (St. 3, 4, s. Abb. 1) oder apikalen Seitenwand (St. 5, 6). Von hier aus wird der Zellkern sodann an die Spitzenmembran transportiert und zwar im allgemeinen zunächst an die apikale (St. 7) und dann an die basale (St. 8, 9). Schließlich finden wir ihn im Endstadium wiederum an der anderen Spitzenmembran, dann jedoch mehr der Zahnspitze genähert, oder aber auch am Grunde des Trichoms. Sehr oft gewinnt man bei dieser Wanderung des Kernes den Eindruck, als ob er der Membran anliegt, die gerade ein besonders starkes Dickenwachstum zeigt. Es läge demnach hier wiederum ein Beispiel für die Haberlandtsche These (1887) vor, nach der das Dickenwachstum der Zellwand erst dadurch ausgelöst wird, daß der Zellkern ihr anliegt. (Siehe Literatur bei Küster, 1907, 1935 und vgl. auch das neue, sehr interessante Beispiel für *Helodea* von Macke, 1939).

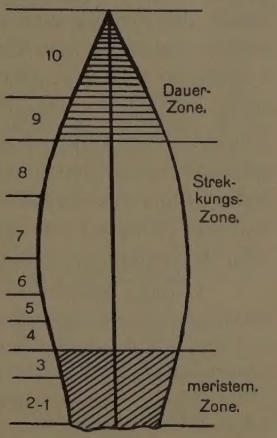


Abb. 2. Darstellung eines 7 mm langen *Helodea*-Blattes, enthaltend die Aufteilung des Blattfeldes in die drei entwicklungsphysiologisch wichtigsten Zonen und die Verteilung der zehn Blattzahn-Entwicklungsstadien auf den Blattrand.

Gleichzeitig mit der Wanderung des Zellkernes von der Grundmembran zu den beiden Spitzenwänden beobachtet man außerdem, daß sich sein Volumen vom St. 1 bis etwa St. 6 vergrößert, um dann langsam zum Endstadium wiederum abzunehmen. Nehmen wir die Gestalt des Nucleus kugelförmig an und setzen seinen Rauminhalt für St. 1 = 1, so erhalten wir aus den Darstellungen in Abb. 1 folgende Zahlenreihe:

Stadium . .	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
rel. Volumen	1	1,5	2	5,4	10,8	**18,6**	8,2 (?)	8,2	3,4	3,4

Die Kolloide der Zellkerne machen hier also eine Quellungsänderung während der Zelldifferenzierung durch, auf die an dieser Stelle doch zumindest hingewiesen sei, da m. W. in der Literatur entsprechende Fälle noch nicht bekannt sind. Sollten sich später aber noch mehrere derartige Beispiele finden lassen, so kann dieser Befund vielleicht eine Möglichkeit bieten, die physiologische Aktivität des „Ruhekernes“ experimentell zu erschließen.

Experimenteller Teil.

1. Plasmolyseort.

In einem Sammelreferat definiert F. Weber (1929b) als „positiven Plasmolyse-Ort" „diejenige Stelle an der Zellmembran .., an der sich die plasmolytische Abhebung vollzieht", und dementsprechend als „negativen Plasmolyse-Ort" „diejenige Stelle an der Zellmembran, ... an der die plasmolytische Abhebung des Protoplasten unterbleibt". Da sich jedoch das Zytoplasma bei einer längeren Plasmolysedauer in den meisten Zellen schließlich von allen Membranen ablöst, können wir nach dieser Definition sehr oft überhaupt von keinem bestimmten positiven und noch viel weniger von einem negativen Plasmolyseort sprechen. Daher charakterisieren wir den positiven Plasmolyseort wohl besser und allgemeiner als diejenige Stelle einer Zelle, an der nach dem Einlegen der Zelle in das Plasmolytikum die Lostrennung des Protoplasmaschlauches von der Zellwand zuerst erfolgt, als negativen dagegen den Ort, an dem die Trennung zuletzt oder garnicht eintritt. —

Trotzdem gerade über den Plasmolyseort in der zellphysiologischen Literatur bisher noch relativ wenige Untersuchungen vorliegen, so finden wir hier doch einige Arbeiten, die für entwicklungsphysiologische Fragen von größter Bedeutung sein können. Danach haftet das Zytoplasma oft denjenigen Stellen der Membran besonders fest an, die sich im Zustande des Längen- oder Dickenwachstums befinden. So schreibt z. B. Reinhardt (1899) in seinen plasmolytischen Studien an *Peziza* zur Kenntnis des Wachstums der Zellmembran S. 443: „Es glückte niemals, eine lebhaft wachsende Hyphe so zu plasmolysieren, daß sich der Plasmaschlauch an der Spitze von der Membran abhebt; es trat entweder ein Sprengen der Membran ein, dort wo der Zylinder in die ellipsoide Form übergeht, oder häufiger ein Koagulieren des Plasmas mit baldigem Absterben der Hyphe. War im Wachstum längere Zeit ein Stillstand eingetreten, so ließ sich auch die Spitze plasmolysieren, aber meist so, daß sich der Plasmaschlauch hier zuletzt und immer mit einzelnen Fäden oder vielmehr auf kurze Strecken im Zusammenhang mit der Membran blieb, so daß die Plasmolyse nur streckenweise eintrat und der Plasmaschlauch sich buchtenartig abhob." Weber (1931a) und Gratzky u. Weber (1931) machten an *Spirogyra* völlig entsprechende Beobachtungen, indem sie feststellten, daß die Abhebung des Protoplasmaschlauches von jungen Teilungsmembranen oder wachsenden Längsmembranen durch einen plasmolytischen Eingriff nur sehr schwer möglich ist. Schließlich verdanken wir Cholnoky (1931) die Feststellung, daß bei *Oedogonium* der negative Plasmolyseort im allgemeinen dort liegt, wo Membranverdickungen ausgebildet werden. Entsprechende Beobachtungen machte auch Aldaba (1927) an wachsenden Bastfasern von *Boehmeria*.

Aus den Untersuchungen von Hansteen-Cranner (1919, 1922) und Hecht (1912) wissen wir nun, daß das Zytoplasma der Zellwand nicht einfach anliegt, sondern daß es mit feinen Ästen und Fäden diese durchwirkt. Man könnte daher aus den obigen Angaben, die sich noch um einige weitere vermehren ließen, folgern,

daß für das Längen- und Dickenwachstum der Membranen eine besonders intensive Durchdringung der Zellwände mit Protoplasmafäden erforderlich sei. Der negative Plasmolyseort an wachsenden Zellwänden würde sich dann durch eine besonders innige Verwachsung des Zytoplasmas mit diesen Membranen erläutern lassen.

Ein solcher Erklärungsversuch würde heute wohl allgemein gerne angenommen werden, da die vielen Protoplasmafäden sehr wohl als Transportwege für die im Zytoplasma vorgebildeten und bereits hier zu Fadenmolekülen oder gar Mizellen organisierten Baustoffe zur Membran dienen könnten. Aber abgesehen davon, daß für derartige Vorgänge, zumindest in dieser Form, bisher noch keinerlei Beweise vorliegen, muß eine Verallgemeinerung einer solchen Erklärung des Intussuszeptionswachstums jedoch abgelehnt werden, da der negative Plasmolyseort durchaus nicht immer an den wachsenden Membranen zu liegen braucht. So konnte Gicklhorn (1930) z. B. für die Entwicklung der Drüsenhaare auf den Corollblättern einiger Geranienarten beobachten, daß der negative Plasmolyseort hier zunächst an der Basalmembran auftritt, dann zur Haarspitze wandert und schließlich an den Seitenmembranen liegt. (Vgl. auch die ähnlichen Angaben von Schrödter (1926) für die Entwicklung der Mittelzelle der Drüsenhaare.) Auch Ruge (1937a) konnte bei seinen entwicklungsphysiologischen Untersuchungen am *Helianthus*-Hypokotyl feststellen, daß das Auftreten des negativen Plasmolyseortes, soweit ein solcher hier überhaupt deutlich ausgebildet wird, in durchaus keinem Zusammenhang mit dem Wachstum der Membranen steht. —

Bevor ich auf meine Beobachtungen über die Art des Abhebens des Protoplasmaschlauches in den Blattzähnen von *Helodea densa* eingehe, sollen hier kurz einige weitere Gründe für die Ausbildung des negativen Plasmolyseortes Erwähnung finden, um danach die eigenen Ergebnisse richtiger auswerten zu können.

Brilliant (1927) und Kressin (1935) konnten an Moosblättern feststellen, und Collander (1933) zeigte an Epidermiszellen von *Rhoeo discolor*, daß hier die Lage des Plasmolyseortes durch die Diffusionsrichtung des Plasmolytikums im Gewebe bestimmt wird. Der Protoplasmaschlauch hebt sich bei einer solchen „einseitigen" Plasmolyse stets von der Zellwand ab, durch die das Plasmolytikum zuerst in die Zelle eindringt. Andererseits konnten Berisch (1926) und Scheiterer (1930) nachweisen, daß das Zustandekommen eines negativen Plasmolyseortes auch durch eine lokale Viskositätssteigerung an einer Membran (Berisch: am Casparischen Streifen, Scheiterer: an der zur Epidermis gewandten Membran der Palisadenzellen von *Helleborus)* bedingt sein kann. Auch eine lokale Herabsetzung der Semipermeabilität könnte als Ursache für das Auftreten der Plasmolyseorte angesehen werden (vgl. Fluri, 1900 und Weber, 1929b). Daß aber derartige protoplasmatische Zustandsänderungen in den Zellen, die einen Einfluß auf die Ausprägung sowohl der Plasmolyseform wie des Plasmolyseortes haben, eintreten können und zwar recht schnell, geht sehr deutlich aus den bekannten Untersuchungen von Weber (1925c, 1927) über die Verschiedenheit des Plasmolysebildes von geschlossenen und geöffneten Stomatazellen hervor. Schließlich sei noch erwähnt, daß die Lage des Plasmolyseortes auch durch die Konzentration und Art (ein- oder mehrwertiges Kation; Prát, 1925) des Plasmolytikums bestimmt werden kann.

Um also die Bedeutung eines negativen Plasmolyseortes erklären zu können, muß zunächst die Art und Konzentration des Plasmolytikums variiert und sodann entschieden werden, ob eine lokale Viskositäts-

steigerung des Zytoplasmas oder stärkere Durchwachsung der Membran, eine einseitige Plasmolyse oder Semipermeabilitätsverminderung die Ursache für die Ausbildung eines negativen Plasmolyseortes darstellt. —

Verfolgen wir nun die Plasmolyse von dem Augenblick des Einlegens des Blattes in das Plasmolytikum an im mikroskopischen Bild, so beobachten wir (Abb. 3) in den Stadien 4 und den entwicklungsphysiologisch älteren Blattzähnen regelmäßig, daß sich das Zytoplasma zuerst von der Grundmembran abhebt. In den Stadien 7 und 8 erfolgt darauf bald die Lostrennung oder (vor allem im St. 9—10) ein Zerreißen des Zytoplasmas an der Zahnspitze. Nicht mit der gleichen Regelmäßigkeit tritt die Plasmolyse dagegen in den jüngsten Entwicklungsstadien ein, doch kann auch hier für den allgemeinen Typus gesagt werden, daß der positive Plasmolyseort an der Grundmembran liegt. Oft beobachtet man sogar in den einzelnen Randzellen, die morphologisch noch kaum eine Differenzierung zu einem Blattzahn erkennen lassen, daß hier der positive Plasmolyseort an der Grundmembran liegt im Gegensatz zu allen anderen undifferenzierten Randzellen der meristematischen, aber auch der mittleren und Spitzenzone des Blattes, in denen die Grundmembran stets den negativen Plasmolyseort darstellt. Es liegt hier also in den Randzellen der sog. meristematischen Zone ein sehr drastisches Beispiel für eine „physiologische Verschiedenheit bei morphologischer Gleichheit" (Weber, 1925, 1932a) vor, und wir müssen jene Zellen, die noch keine morphologische, wohl aber bereits eine physiologische Differenzierung erfahren haben, als St. 2 ansprechen.

Nach diesen Befunden, die in Abb. 3 als Zeichnungen der Plasmolyse-Anfangsstadien in 0,25 mol $CaCl_2$ dargestellt sind, fällt also die Lage des positiven Plasmolyseortes der Blattzähne von *Helodea densa* in allen deren Entwicklungsstadien — im Gegensatz zu den nichtdifferenzierten Randzellen — mit der Grundmembran zusammen. Daß eine weitere Abhebung oder Zerreißung des Protoplasmaschlauches in einzelnen Entwicklungsstadien dann an der Blattzahnspitze erfolgt, braucht keinen protoplasmatischen Grund zu haben, sondern kann allein in der Ausbildung der Zellform seine Erklärung finden. Denn es ist verständlich, daß selbst bei dem Bestreben zu einer allseitig gleichstarken Kontraktion der Zug an der Spitze des Blattzahnes am größten ist, hier also die Zerreißung eher erfolgen muß als an den übrigen Stellen der Zelle. — Als negativer Plasmolyseort könnten demnach die Spitzenmembranen und evtl. die Zahnspitze selbst angesprochen

werden, also die Stellen der Zelle, an denen das Längen- und Dickenwachstum der Membranen erfolgt.

Gleiche, oder wenigstens sehr ähnliche Bilder für die Plasmolyse-Anfangsstadien, wie sie hier für 0,25 mol $CaCl_2$ beschrieben wurden,

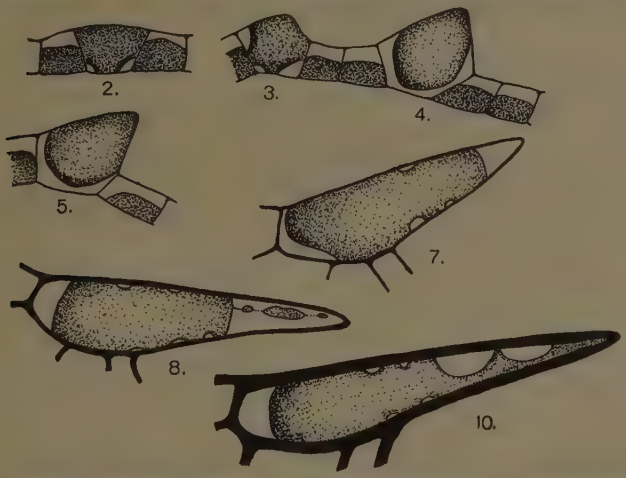


Abb. 3. Plasmolyse-Formen einiger Trichomentwicklungsstadien bei gleichem Plasmolysegrad zu Beginn der Plasmolyse in 0,25 mol $CaCl_2$ (Vergr. 250fach).

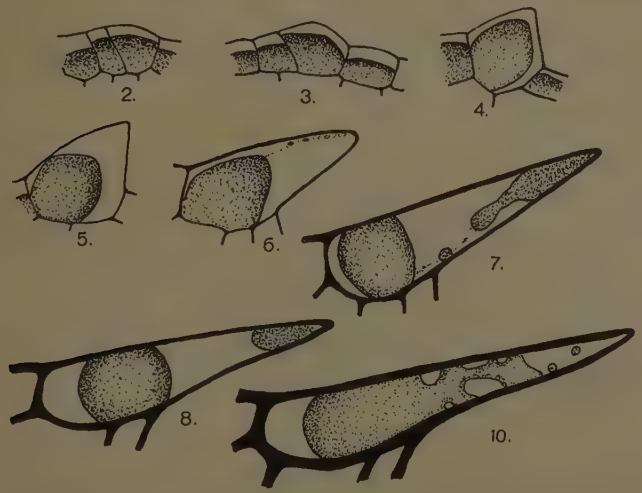


Abb. 4. Plasmolyse-Formen einiger Blattzahnentwicklungsstadien vor dem Erreichen des Endplasmolysegrades in 0,25 mol $CaCl_2$ (Vergr. 250 fach).

erhielt ich auch bei Anwendung von gleichkonzentrierten Lösungen mit verschiedenen einwertigen Kationen und ein- bis dreiwertigen Anionen, dagegen weniger ausgeprägt bei Traubenzucker. Doch ändert sich die ganze Plasmolyseform und gleichzeitig die Lage des negativen Plasmolyseortes, sobald höher konzentrierte Lösungen verwendet werden.

Ob nun aus diesen Ergebnissen darauf geschlossen werden darf, daß bei den Blattzähnen von *Helodea densa* die Verwachsung der Membranen mit dem Zytoplasma an den wachsenden Zellwänden besonders intensiv ist, oder ob hier auch nur eine lokale Viskositätssteigerung vorliegt, kann an dieser Stelle noch nicht entschieden werden, da wir die anderen zellphysiologischen Größen, die auch einen Einfluß auf die Lage des Plasmolyseortes haben können, noch nicht besprochen haben. Doch möchte ich bereits jetzt betonen, daß die Plasmolytika in die Trichome von den Zellen des Blattfeldes her eindringen, so daß hier eine sog. „einseitige" Plasmolyse auftreten muß. —

Obgleich in keinem direkten Zusammenhang mit den hier aufgeworfenen Fragen stehend, seien noch einige Beobachtungen über die gerichtete Bewegung der plasmolysierten Protoplasten in den Blattzähnen erwähnt. Wir stellten fest, daß die Ablösung des Protoplasmaschlauches in allen Entwicklungsstadien zunächst von der Grundmembran aus erfolgt. Betrachten wir aber die Plasmolyseformen nach dem Erreichen des Endplasmolysegrades nochmals, so finden wir die Protoplasten wieder der Grundmembran genähert, oder ihr sogar anliegend (Abb. 4).

Ähnliche Verschiebungen plasmolysierter Protoplasten beobachteten auch Huber und Höfler (1930) sowie Collander (1933) beim Überführen von Schnitten in höher bzw. niedriger konzentrierte Lösungen. Eine solche Osmometer-Wirkung braucht in den Blattzähnen wohl kaum zur Erklärung für diese Bewegung der isolierten Protoplasten in unseren Versuchen herangezogen zu werden. Denn es ist viel wahrscheinlicher, daß die den Membranen nur wenig noch anhaftenden Protoplasten sich aus dem Grunde zu der breitesten Stelle des Blattzahnes verschieben, weil die Oberflächenspannung die Menisken abzuflachen strebt. Eine entsprechende Erklärung gibt Höfler (1918) für ähnliche plasmolytische Beobachtungen an den Stengelzellen von *Tradescantia*.

2. Die Viskosität des Zytoplasmas.

Die hydrophilen Plasmakolloide sind stets von einer Wasserhülle umgeben. Ändern sich durch innere oder äußere Einflüsse die Eigenschaften des Eiweißsols, so muß sich nach physikalisch-chemischen Ge-

setzen auch der Hydratationsgrad verschieben, d. h. es wird je nach der Ladungsänderung gebundenes Wasser frei oder neues adsorptiv aufgenommen. Demnach ist es also innerhalb bestimmter Grenzen möglich, aus der jeweiligen Menge des gebundenen Hydratationswassers auf einige Eigenschaften der Plasmakolloide zurückzuschließen. Da es nun der zellphysiologischen Forschung in dem letzten Jahrzehnt z. T. daran gelegen war, die Eigenschaftsänderungen des Zytoplasmas während bestimmter, z. B. entwicklungsphysiologischer Vorgänge zu erschließen, mußte sie nach Methoden suchen, Änderungen in der Wasserbindung der Plasmakolloide messend verfolgen zu können.

Da bei einer Erhöhung der Hydratation durch Aufnahme ungebundenen Wassers aus den intermizellaren Räumen das Volumen der Eiweißmoleküle und mithin die innere Reibung vergrößert wird, so muß sich eine Steigerung der Wasserbildung in einer erhöhten Viskosität äußern[1]). Es gehen also Änderungen der Hydratation mit solchen der Plasmaviskosität in der Nähe des IEP einander parallel. Von Chemikern sind nun seit langem viele Verfahren ausgearbeitet worden, um die Viskosität von hydrophilen Solen zu bestimmen, und es lag daher für die Zellphysiologie nahe, diese Methoden dem biologischen Milieu anzupassen. So sind heute auch mehrere derartige zellphysiologische Meßverfahren zur Anwendung gekommen und mit ihrer Hilfe bereits sehr viele Untersuchungen über Viskositätsänderungen im Zytoplasma durchgeführt.

Planmäßige und eingehende Untersuchungen „zur protoplasmatischen Kausalanalyse des Streckungswachstums" verdanken wir Strugger (1932, 1933, 1934). Er bestimmte die Plasmolyseform und -zeit[2]) und beobachtete, daß sich die wachsende Zelle z. B. aus den Corollblättern der Dahlie, dem Hypokotyl von *Helianthus*, im Blattfeld der *Helodea* (vergl. dazu auch Moder, 1932) und den Wurzelhaaren von *Lemna minor* von der nicht wachsenden dadurch unterscheidet, „daß sie (die wachsende Zelle, Verf.) immer eine stark konkave Plasmolyseform und eine erhöhte Plasmolysezeit aufweist". Völlig entsprechende Beobachtungen hatte Reinhardt 1899 an den Wurzelhaaren von *Lepidium*, den Schlauchzellen von *Vaucheria* und den Hyphen von *Peziza* (s. o.) gemacht. Ebenfalls wurden, angeregt durch die Strugger schen Untersuchungen, von Borriss (1934), Kressin (1935) und Ruge (1937 a, b) an Pilzen, Moosen und dem *Helianthus*-Hypokotyl derartige Längsgradienten nachgewiesen oder bestätigt und entsprechend der Weber schen Deutung der Verschiedenheit der Plasmolyseform bzw. -zeit als Änderungen des Viskositätsgrades im Laufe der Ontogenese einer Zelle beschrieben. Auch die

1) Darauf, daß die Viskosität auch dadurch gesteigert werden kann, daß den Plasmakolloiden osmotisch Wasser aus den Interstitien entzogen wird, sei hier zunächst nur kurz verwiesen, da derartige Vorgänge für wachstumsphysiologische Untersuchungen von geringerer Bedeutung sein dürften.

2) Im folgenden mit PlF und PlZ bezeichnet.

bereits im vorhergehenden genannten Arbeiten von Cholnoky (1931), wie von Gratzy und Weber (1931), nach deren Ergebnissen sich das Zytoplasma während der Plasmolyse zuletzt von den Zellwänden ablöst, an oder in die Membransubstanzen ausgeschieden werden, könnten in diesem Zusammenhang nochmals erwähnt werden.

Doch die stärkste und gewichtigste Stütze dafür, daß zwischen dem Streckungswachstum und einer Änderung im Hydratationsgrad der Plasmakolloide ein Kausalzusammenhang besteht, konnte Strugger (1933, 1934) dadurch erbringen, daß es ihm gelang, den in einem wachsenden *Helianthus*-Hypokotyl bestehenden Longitudinalgradienten durch die Dekapitation und die damit verbundene Verhinderung des weiteren Streckenwachstums aufzuheben (Bestätigung durch Ruge, 1937a). Weiter konnte er durch die einseitige Anwendung verschiedener Pufferlösungen in dekapitierten Hypokotylen einen neuen Radialgradienten erzeugen und damit eine irreversible Wachstumskrümmung bewirken. Strugger schloß aus diesen Befunden nun nicht allein, daß die wachsenden Zellen auf Grund einer Aziditätssteigerung eine höhere Plasmaviskosität aufweisen als nicht wachsende Zellen, sondern auch daß diese Steigerung im Hydratationsgrad der Plasmakolloide und mithin eine solche des anosmotischen Binnendruckes die auslösende Ursache für das Streckungswachstum darstelle.

Diese Theorie ist seitdem mehrmals angezweifelt worden. So gelang es Bonner (1934) nicht, in der sich streckenden Haferkoleoptile einen Longitudinalgradienten für die Aziditätsänderung nachzuweisen. (Vgl. auch Santen, 1938.) Da jedoch das Nichtgelingen eines Nachweises gerade bei den meisten heute in der Zellphysiologie üblichen Methoden nicht unbedingt das Fehlen des betreffenden Faktors zu beweisen braucht, mußte es schon wichtiger erscheinen, daß Borriss (1938) in den Blattzähnen von *Helodea densa* (s. unten) wie in den Zellen des Blattfeldes der *Helodea crispa* zwar eine periodische Änderung der Plasmolysezeit feststellte, die aber offensichtlich in keinem Zusammenhang mit dem Streckungswachstum steht. Doch bereits vordem hatte Strugger (nach einer mündlichen Mitteilung) seine Theorie, nach der die Viskositätserhöhung die das Streckungswachstum auslösende und erklärende Kraft darstellt, aufgegeben, da Ruge (1937a, b) an dem Struggerschen Versuchsobjekt zeigen konnte, daß die Steigerung der Plasmolysedauer zeitlich und somit auch entwicklungsphysiologisch dem Beginn des Streckungswachstums folgt, also nicht dessen Ursache darstellen kann.

Es bleibt weiter noch die Möglichkeit eines Zusammenhanges mit den Wachstumsvorgängen der Membranen, an die Borriss (1938) denkt, bestehen. Ob allerdings allein aus seinen plasmolytischen Studien an den Blattzähnen von *Helodea densa* auch nur auf die „Möglichkeit" eines kausalen Zusammenhanges zwischen erschwerter Abrundung des Protoplasten und dem Membranwachstum geschlossen werden darf, erscheint mir zweifelhaft. Zwar könnte ein derartiger Zusammenhang aus Ruges (1937a, b) Ergebnissen, nach denen sowohl bei dekapitierten und dann mit Heteroauxin versorgten *Helianthus*-Hypokotylen wie bei normal wachsenden *Helianthus*-Hypokotylen der Beginn des Membranwachstums zeitlich mit der Erhöhung der Plasmolysezeit zusammenfällt, wohl mit größerer Berechtigung gefolgert werden. Doch gilt diese Beziehung hier ausschließlich für das Intussuszeptionswachstum, aber bereits nicht mehr für das Appositionswachstum (Ruge, 1937a, 1938). Da ich jedoch in diesen beiden Prozessen keinen so wesentlichen, protoplasmatisch begründeten Unterschied sehen möchte, halte ich bisher einen Kausalzusammenhang zwischen dem Membranwachstum und einer Steigerung der Hydratation der Plasmakolloide für unwahrscheinlich. Auch könnte man gegen diese

Theorie fast alle die von Borriss gegen die Struggersche Theorie erbrachten Argumente erneut anführen.

So müssen wir uns heute noch mit der Feststellung begnügen, daß in sehr vielen Fällen, jedoch auch nicht in allen, wachsende Zellen eine höhere Plasmolysedauer und somit auch wohl einen höheren Viskositätsgrad besitzen als nicht wachsende, daß die Kausalbeziehung aber noch ungeklärt ist. Am wahrscheinlichsten erscheint mir bisher eine stoffwechselphysiologische Erklärung.

So gelang es jedenfalls bereits bei vielen Objekten, einen stoffwechselphysiologisch bedingten Aziditätsgradienten innerhalb alternder Pflanzenorgane nachzuweisen. Zumeist ändert sich die Azidität dann in dem Sinne, daß die jungen Gewebeteile einen höheren Gesamtsäuregehalt wie auch eine höhere C_H besitzen (Gustavson, 1924; Ruhland & Wetzel, 1927; Ruhland & Ullrich, 1936; Small, 1929; Gundel, 1933; Metzner, 1934; Ruge, 1937a; vgl. auch die bekannten Beispiele für den Anthocyan-Farbumschlag in den Blütenblättern von *Pulmonaria* und *Myosotis*; kurze Literaturzusammenfassung bei Strugger, 1934).

Strugger (1934) konnte nun nachweisen, daß die Plasmolysezeit und damit auch die Viskosität des Zytoplasmas weitgehend von dem pH des Plasmolytikums, also der Azidität der an das Plasmalemma angrenzenden Lösung abhängig ist. Somit liegt die Annahme nahe, daß eine C_H-Änderung in dem Zellsaft einen ganz entsprechenden Einfluß auf den Hydratationsgrad der Plasmakolloide nimmt.

Nach dieser Auffassung stehen also die in den wachsenden pflanzlichen Organen aufgefundenen Viskositätsgradienten mit dem Streckungswachstum allein über die Stoffwechselprozesse in einem kausalen Zusammenhang. Da aber die hier wesentlichen Atmungsvorgänge durchaus nicht in allen Pflanzen mit ihren verschiedenen Betriebsstoffen nach dem gleichen Schema verlaufen, braucht es keineswegs Wunder zu nehmen, daß sich nicht für jedes Objekt ein Aziditätsgradient und damit ein solcher für die Plasmaviskosität nachweisen läßt. Dazu geht außerdem aus den Untersuchungen von Strugger (1934) weiter hervor, daß die Aziditätsänderung ein bestimmtes Maß überschreiten muß, bevor die PlZ bzw. der Hydratationsgrad wesentlich beeinflußt wird.

Andererseits kann es aber auch möglich sein, daß sich bei einzelnen Objekten die C_H in der Vakuole während der Zelldifferenzierung so stark ändert, daß sie die Ladung der amphoteren Eiweißkolloide über deren IEP hinaus verschiebt. Dann muß deren Hydratationsgrad bis zu diesem kritischen Punkt abnehmen und darauf wieder gesteigert werden. Wir müssen bei diesen Objekten also eine 2gipflige Kurve für die Viskositätsänderung erwarten. Einen solchen Fall konnte nun in der Tat Borriss (1938) an den Blattzähnen der *Helodea densa* beobachten. Wenn Strugger (1939a) dieses Objekt auch als für derartige Untersuchungen ungeeignet darstellt, so muß, wie wir im folgenden sehen werden, das Borrissche Ergebnis trotz aller methodischer Bedenken im wesentlichen doch bestätigt werden.

Diese Überlegungen zeigen nun, daß die durch eine Aziditätsänderung bedingte Steigerung des anosmotischen Binnendruckes im Sinne Struggers nicht generell dazu imstande sein kann, die Mechanik des Streckungswachstums und vor allem die Auslösung der Zellstreckungen zu erklären. Damit soll aber nicht geleugnet werden, daß Hydratationsänderungen der Plasmakolloide für die Entwicklung der

pflanzlichen Zelle von größter Bedeutung sein können. Zunächst muß die Steigerung des anosmotischen Binnendruckes als eine zusätzliche, das Streckungswachstum fördernde Kraft angesprochen werden (Ruge, 1937 a). Aber auch sonst haben vor allem die vielseitigen Untersuchungen von Walter (1924, 1925, 1929, 1931) gelehrt, wie wesentlich Quellungsänderungen der Plasmakolloide die verschiedensten physiologischen Vorgänge in der Zelle zu beeinflussen imstande sind.

A. Besprechung der plasmolytischen Methoden zur Bestimmung der Plasmaviskosität.

a) Die Plasmolysezeit-Methode.

Untersuchungen über die Plasmolysezeit und -form stellen die in der Zellphysiologie gebräuchlichsten Verfahren zur Kennzeichnung des Viskositätsgrades dar. Der Begründer dieser plasmolytischen Methoden, Weber (1925 a, 1928), definiert als Plasmolysezeit — im Gegensatz zur Grenzplasmolysezeit — die Dauer vom Einlegen des Objektes in das Plasmolytikum bis zum Erreichen der konvexen Plasmolyseform. Demnach sind für die PlZ einmal alle jene Faktoren maßgebend, die die Grenzplasmolysezeit bestimmen, zum anderen die, die einen Einfluß auf die Abkugelung des nach der Grenzplasmolyse von den Zellwänden zumindest z. T. abgelösten Protoplasten haben können.

Die Zeit, bis zu der die Grenzplasmolyse eintritt, hängt nun zunächst von dem Diffusionswiderstand für das Plasmolytikum im Gewebe ab, sodann von dem osmotischen Wert des Zellsaftes bzw. der Konzentration des Plasmolytikums und der elastischen Dehnung der Membranen. Schließlich kann auch die Größe der Oberfläche der semipermeablen Grenzschicht nicht ohne jeglichen Einfluß auf die Grenzplasmolysezeit sein. Diese zellphysiologischen Größen, die von der Plasmaviskosität ja vollständig unabhängig sind, sollen im folgenden als „äußere Faktoren" zusammengefaßt werden. Von den protoplasmatischen Faktoren, die für die Eintrittsgeschwindigkeit der Grenzplasmolyse wichtig sein können, seien hier zunächst nur die Viskosität, Kohäsion und die Klebrigkeit des Zytoplasmas genannt. Aber auch die Stärke der Membrandurchwachsung mit Protoplasmasträngen wird nicht bedeutungslos für die Abtrennung des Zytoplasmas von den Zellwänden sein, ebenso wie die Größe der Permeabilität.

Für die weitere Kontraktion des Protoplasmaschlauches bis zu dessen völliger Abrundung sind zunächst abermals die gleichen Größen, wie sie für die Grenzplasmolysezeit eben genannt wurden, maßgebend, also die „äußeren" und protoplasmatischen Faktoren. Es ist demnach

nicht möglich, durch Subtraktion der Grenzplasmolysezeit von der PlZ die Ergebnisse dieser Methode zur Bestimmung der Plasmaviskosität durch Ausschaltung der sog. „äußeren" Faktoren zu berichtigen.

Bevor ich auf die weiteren Faktoren, die die PlZ bestimmen, eingehe, muß ich darauf hinweisen, daß das Plasmolytikum nicht allein der Vakuole Wasser entzieht, sondern zugleich den Interstitien der Plasmakolloide. (Walter, 1925; Huber-Höfler, 1930; de Haan, 1935 u. a.) Damit wird aber die Viskosität des Zytoplasmas gesteigert. Diese Viskositätserhöhung beruht also auf einer Entwässerung des Protoplasmas und unterscheidet sich demnach scharf von einer solchen, die auf der Steigerung der Wasserbindung der Eiweißkolloide auf Grund deren Eigenschaftsänderung beruht. Werden nun Elektrolytlösungen zum Plasmolysieren verwendet, so entreißen diese zunächst das in den Interstitien der Plasmakolloide ungebunden enthaltene Wasser, sodann verändern die Ionen aber auch die elektrische Ladung der Eiweißkolloide und somit das Bindungsvermögen für Wasser. Somit ist es von vornherein nicht möglich, eine Entscheidung darüber zu treffen, wie ein solches Plasmolytikum den Quellungszustand der Plasmakolloide verändert. Es muß daher die allgemeinere Feststellung genügen, daß Elektrolytlösungen einen ganz bestimmten Einfluß auf den jeweiligen Viskositätsgrad des Zytoplasmas nehmen. (Hansteen-Cranner, 1922; Cholodny, 1924; Weiss, 1924; Missbach, 1927; Timmel, 1927; Heilbrunn, 1928; el Derry, 1929; Cholodny & Sankewitsch, 1934.)

Auf die vielen anderen zellphysiologischen Größen, die für die PlZ von Bedeutung sind, braucht hier nur kurz hingewiesen zu werden, da Borriss (1938) letzthin erst eine recht ausführliche Zusammenstellung darüber brachte. So können auf die PlZ außer der Viskosität des Ektoplasmas (die des Endoplasmas scheint weniger bedeutungsvoll zu sein: Weber, 1924 a, b; 1925 b; 1928; Kessler, 1935), die Kohäsion, Klebrigkeit und Adhäsion (Weber, 1921 a; 1924 a; b; 1925 b; 1928; Scarth, 1926), die Oberflächenspannung, die Intrabilität und Permeabilität des Zytoplasmas (Borriss, 1938), wie die Art und Konzentration des Plasmolytikums (el Derry, 1929) einen Einfluß nehmen.

Auf Grund derartiger Überlegungen hat es sich für vergleichende Bestimmungen der PlZ als erforderlich herausgestellt, für eine Serie zunächst das gleiche Plasmolytikum in einer bestimmten Konzentration anzuwenden, sodann aber entsprechende Wiederholungen mit anderen Stoffen durchzuführen. Schließlich soll auch die Konzentration der Lösungen variiert werden. Da die PlZ nun aber durchaus nicht allein von der Größe der Plasmaviskosität abhängt, erscheint es mir fast

wesentlicher, daß man sich vor der Auswertung der gewonnenen Ergebnisse eine Gewißheit darüber verschafft, daß alle jene im vorhergehenden genannten Faktoren sich in den zu vergleichenden Zellen zumindest annähernd entsprechen. Ist diese Forderung nicht erfüllt, dann sollte eine Diskussion der Zahlenreihen unterbleiben. Es mag wohl noch einigermaßen möglich sein, Unterschiede im osmotischen Wert der Zelle experimentell durch Änderung der Konzentration des Plasmolytikums auszugleichen. Entsprechende Versuche, um Verschiedenheiten protoplasmatischer Eigenschaften auszuschalten, können dagegen keinen Erfolg haben. Und kennen wir vielleicht auch schon alle einzelnen Faktoren, die die PlZ beeinflussen, so wissen wir doch nicht, wie sie in eine „PlZ-Formel" eingehen würden. Dadurch wird es uns aber unmöglich, ihrer Größe nach unbekannte Faktoren einwandfrei durch bekannte zu ersetzen und sie so zu eliminieren.

Bietet die PlZ-Methode zur Bestimmung der Plasmaviskosität oft schon in ausdifferenzierten Zellen recht erhebliche Schwierigkeiten, so können sich diese bei entwicklungsphysiologischen Untersuchungen noch bedeutend steigern. Zwar wissen wir über die protoplasmatischen Vorgänge während des Streckungswachstums bisher nur sehr wenig, aber soviel doch zumindest, daß während dieses Prozesses tiefgreifende kolloidchemische Umwandlungen in der Zelle eintreten. So verändert sich auch die Stabilität des ganzen kolloidalen Systems während der Differenzierung der Zelle. Daher bleibt die Plasmolyseresistenz in den verschiedenen Entwicklungsstadien nicht die gleiche (Collins, 1930; Weber, 1931 b; 1932 b; Moder, 1932; Meidl, 1934; Esteřák, 1935). Desgleichen stellte ich an meinem Material fest, daß die älteren Entwicklungsstadien der Blattzähne gegen eine Deplasmolyse viel weniger widerstandsfähig sind als die jungen. Auch die letzten Untersuchungsreihen von Ruhland und seiner Schule (Ruhland, Ullrich und Endo, 1938, und Bogen, 1937, 1938) „Zur Kritik der Höfler schen Permeabilitätsreihen" begründen sich auf der Anschauung, daß nicht alle Protoplasten auf plasmolytische Eingriffe gleichartig reagieren. Daher brauchen verschiedenartige Zellen mit an sich gleichstarkem Permeiervermögen und trotz gleicher plasmolytischer Behandlung nicht dieselbe Permeabilitätskonstante zu ergeben. Gewiß können aus derartigen Untersuchungen noch „spezifische plasmatische Verschiedenheiten des Plasmen" gefolgert werden, wie es Strugger, (1938) in einer Besprechung der Arbeit von Bogen, (1937) z. B. macht, doch darf dann nicht mehr auf Unterschiede dort der Permeabilitätskonstanten, hier der Zytoplasmaviskosität geschlossen werden. Wir müssen uns dann damit begnügen, daß die

plasmolytischen Methoden eher zur Analyse der submikroskopischen Plasmastrukturen dienen können, als zur Messung bestimmter zellphysiologischer Größen, wofür sie ursprünglich ja ersonnen wurden (Strugger, 1938; Frey-Wyssling, 1938).

Aber neben diesen kolloidchemisch begründeten Schwierigkeiten, aus der PlZ auf die wirkliche Viskosität zu schließen, muß weiter daran gedacht werden, daß die Dicke des Plasmaschlauches mit dem fortschreitenden Streckungswachstum geringer wird und daher trotz gleichen Viskositätsgrades die PlZ in den älteren Zellen kürzer sein wird. Ebenso kann die Größenveränderung der Zelle und vor allem der Oberfläche der semipermeablen Grenzschichten nicht ohne Einfluß auf die PlZ sein.

So kann zusammenfassend gesagt werden, daß die Viskosität des Ektoplasmas zwar einen sehr wichtigen, vielleicht sogar überragenden Faktor in der PlZ darstellt, aber eben nur einen neben vielen anderen. Diese Nebenfaktoren völlig auszuschließen, muß vor allem für entwicklungsphysiologische Untersuchungen sehr schwierig, wenn nicht gar unmöglich sein.

b) Plasmolyseform-Methode.

Die PlF, die Küster (1929) als konvex, konkav und krampfähnlich unterscheidet, stellen nach den Untersuchungen Webers und seiner Schüler vorzügliche Charakteristika für die Plasmaviskosität dar, indem die Konvexplasmolyse eine relativ niedere Viskosität, vor allem wieder im Ektoplasma anzeigt, die Krampfplasmolyse dagegen einen recht hohen Grad der Zähigkeit (Weber, 1924b, 1925a, 1928, 1929a; Moder, 1932; Meindl, 1934).

Legen wir uns nun wieder die Frage vor, ob die PlF ausschließlich von der Viskosität des Ektoplasmas abhängig ist, so müssen wir sie verneinen. Weber (s. oben) selbst, aber auch Scarth (1926) weisen bereits darauf hin, daß außerdem noch die Adhäsion und Klebrigkeit des Zytoplasmas die PlF weitgehend zu beeinflussen vermögen. Ohne die verschiedenen Faktoren hier nochmals aufzählen zu wollen, müssen wir feststellen, daß alle jene zellphysiologischen Größen, die für die Abrundungszeit des Protoplasten nach der Plasmolyse als maßgebend erkannt wurden, auch für die Ausbildung der PlF ausschlaggebend sind. Doch läßt sich generell nichts darüber aussagen, ob alle diese Faktoren für die PlF im gleichen Maße von Wichtigkeit sind, wie für die Dauer der PlZ.

Zu diesen Größen kommen dann noch jene sog. „äußeren Faktoren", die die Grenz-PlZ bestimmen, hinzu, wenn wir die PlF, wie

es Weber (1924b) vorschreibt, zu jeweils gleichen Zeiten nach dem Einlegen der Zelle in das Plasmolytikum miteinander vergleichen. Um diese Außenfaktoren aber auszuschalten, erscheint es mir richtiger, die PlF bei möglichst gleichem Plasmolysegrad einander gegenüberzustellen. Um dabei jedoch keinen neuen Fehlschlüssen wieder zu unterliegen, müssen die Grenz- und Endplasmolysegrade in diesem Vergleich ausgeschaltet werden, da im ersten Fall sich die Hechtschen Fäden, die Adhäsion und Klebrigkeit des Protoplasten, evtl. auch der Plasmolyseort noch zu sehr störend auswirken können, im anderen Fall aber die der Abrundung des Zytoplasmas widerstrebenden, auf der Viskosität des Ektoplasmas beruhenden Kräfte bereits weitgehend überwunden sind. Paßt man jedoch die PlF-Methode den geforderten Verhältnissen richtig an, so hat sie gegenüber der PlZ-Methode neben dem der leichteren und vielseitigeren Anwendbarkeit (Weber, 1928) den wesentlichen Vorteil, daß sie von weniger Nebenfaktoren abhängig ist, vor allem nicht von den sog. Außenfaktoren.

Aus diesen Gründen möchte ich zur Bestimmung der Plasmaviskosität der PlF-Methode gegenüber der PlZ-Methode den Vorrang geben, selbst wenn sie weniger empfindlich ist und es nicht gestattet, die gewonnenen Ergebnisse zahlenmäßig darzustellen (Weber, 1928). Hält man sich aber vor Augen, wie viele zellphysiologische Größen man bei Anwendung der PlZ-Methode ungewollt neben der Viskosität mitgemessen hat und wie sehr diese die gewonnenen Ergebnisse daher verfälscht haben können, dann wird man ohne weiteres darauf verzichten, aus einer Verdoppelung der PlZ z. B. auf eine entsprechende Erhöhung des Viskositätsgrades zu schließen. Es wird damit also der von Weber für die PlZ-Methode hervorgehobene Vorteil hinfällig.

Da für die PlF trotz der von uns vorgenommenen Vereinfachung eine große Anzahl der gleichen Faktoren maßgebend sind wie für die PlZ, so müssen dort zur Auswertung der Ergebnisse auch die gleichen Voraussetzungen erfüllt sein, wie sie im vorhergehenden für die PlZ-Methode genannt wurden.

B. Experimentelle Untersuchungen zur Bestimmung der Zytoplasmaviskosität.

Nach diesen Erörterungen über die Fehlerquellen, die bei Bestimmungen des Quellungsgrades der Plasmakolloide nach der PlF- und PlZ-Methode auftreten können, soll nun die Besprechung der experimentell gewonnenen Ergebnisse folgen. Trotz der genannten Schwierigkeiten möchte ich zugleich versuchen, aus ihnen die im Verlauf der

Blattzahnentwicklung erfolgenden Viskositätsänderungen zu erschließen. Prud'homme van Reine (1935) und auch Borriss (1938) führten zwar den unsrigen ähnliche Überlegungen dazu, den Ausdruck „Plasmaviskosität" allgemeiner durch „Konsistenz" zu ersetzen oder ganz zu umgehen. Da es jedoch für entwicklungsphysiologische Studien äußerst wesentlich erscheint, den Hydratationsgrad der Plasmakolloide oder zumindest deren Viskosität kennenzulernen, halte ich den völligen Verzicht auf Viskositätsbestimmungen des Zytoplasmas für unrichtig. Es muß zumindest der Versuch unternommen werden, den Quellungsgrad der einzelnen Entwicklungsstadien — und sei es auch nur qualitativ — zu erschließen.

Die Analyse der mit Hilfe der PlZ- und PlF- und anderer Methoden gewonnenen Ergebnisse können wir uns dadurch etwas erleichtern, daß für den hier vorliegenden Fall zwei der im vorhergehenden genannten Faktoren vernachlässigt werden dürfen. Zunächst stellte es sich nämlich für die elastische Membrandehnung heraus, daß sie in allen Entwicklungsstadien sehr gering und vor allem nahezu gleich ist. (Vgl. auch Krasnosselsky-Maximow, 1925, und Gahlen, 1934). Auch die Bestimmung des osmotischen Wertes ergab, daß dieser von den jüngsten Entwicklungsstadien (Og = 0,08 mol) bis zu den ältesten (Og = 0,11 mol) nur um den einer 0,03 mol Traubenzuckerlösung entsprechenden Wert ansteigt. Vor allem wichtig ist für uns jedoch, daß der osmotische Wert in den St. 5—7, die wie wir im folgenden bald erkennen werden, der Analyse besondere Schwierigkeiten bereiten, praktsich konstant ist (Abb. 5).

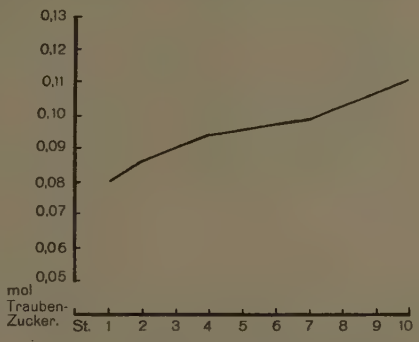


Abb. 5. Osmotischer Wert der Trichome in Mol Traubenzucker.

Um die Analyse weiter zu erleichtern, sollen im folgenden die Ergebnisse für die Entwicklungsstadien 1—3 zwar in den Tabellen und Zeichnungen mit dargestellt werden, in der Analyse aber nicht weiter berücksichtigt werden, da in diesen nicht vakuolisierten Zellen, wie wir sahen, kolloidchemisch ja ganz andere Verhältnisse vorliegen, die mit denen der weiter differenzierten Zellen kaum vergleichbar sind. — Inwieweit auch andere, die PlZ und PlF beeinflussende Faktoren noch ausgeschaltet werden können, soll weiter unten besprochen werden.

a) Plasmolyseform-Methode.

Zurückgreifend auf das über den Plasmolyseort Gesagte soll zunächst der weitere Plasmolyseverlauf dargelegt und daraus die Viskositätsveränderung erschlossen werden. Wie gesagt, zeigt nach den Untersuchungen hauptsächlich von Weber die Konvexplasmolyse eine niedere Viskosität, die Konkav- und noch mehr die Krampfplasmolyse eine höhere Zähigkeit im Ektoplasma an. —

Wie bereits im vorhergehenden gesagt, beginnt die Abhebung des Protoplasmaschlauches in allen Entwicklungsstadien der Blattzähne von *Helodea densa* an der Grundmembran der Zelle und zwar mit Ausnahme von den ersten drei Stadien von vornherein nach Art der Konvexplasmolyse (Abb. 3—4). Dann beobachtet man die Lostrennung bzw. Zerreißung des Zytoplasmas an der Blattzahnspitze. Aber auch an dieser Stelle rundet sich der Protoplast mit Ausnahme des St. 10 zumeist schnell ab. Während der weiteren Kontraktion des Protoplasmaschlauches tritt dann die Ablösung von den Seitenmembranen ein, die für die St. 7 und noch stärker ausgeprägt in den folgenden nach dem Typus der Konkavplasmolyse erfolgt. Während nun die Krampfplasmolyse des St. 10 sehr lange (oft über eine Stunde in 0,25 mol $CaCl_2$) bestehen bleibt, löst sich das Zytoplasma in den drei jüngeren Entwicklungsstadien viel früher von den Seitenmembranen ab, so daß hier bereits nach 15 bis 20 Minuten, also noch lange vor dem Erreichen des Endplasmolysegrades, die normale Konvexplasmolyseform ausgebildet wird.

Ähnliche Plasmolysebilder, wie sie hier für 0,25 mol $CaCl_2$ dargestellt sind, erhielt ich auch in gleichkonzentrierten Lösungen anderer Salze mit ein- oder zweiwertigen Kationen bzw. Anionen. Dagegen änderte sich die PlF völlig, sobald die Konzentrationen der Lösungen bedeutend höher lagen.

Schließen wir nun nach den von Weber gemachten Erfahrungen von diesen PlF zunächst ohne weitere Bedenken auf die Viskosität des Zytoplasmas, so lassen sich für die Blattzähne von *Helodea* zwei verschiedene Gradienten nachweisen:

1. Während der Entwicklung eines Blattzahnes vom St. 4 bis zum St. 6 bleibt die PlF, demnach also auch die Plasmaviskosität die gleiche. Vom St. 7 an prägt sich dagegen von Stufe zu Stufe stets stärker die Konkavplasmolyse aus, um schließlich im St. 10 in eine Krampfplasmolyse überzugehen. Vom St. 7 muß also nach der Weberschen PlF-Methode zu urteilen die Plasmaviskosität ständig ansteigen.

2. Ein weiterer Gradient läßt sich außerdem in jedem einzelnen Blattzahn vom St. 7 ab beobachten. Hier zeigt sich an der Basalmembran eine Konvexplasmolyse, an der Zahnspitze und den Spitzenmembranen

dagegen eine Konkav- bis Krampfplasmolyse. Wir müßten also auch hier für die einzelne Zelle eine von der Basis zur Spitze des Blattzahnes zunehmende Viskosität des Ektoplasmas annehmen, also einen Gradienten für den Quellungsgrad des Zytoplasmas, der sich in der einzelnen Zelle in der gleichen Weise auswirken könnte, wie es Strugger (1934) für das Streckungswachstum ganzer Gewebe annimmt.

Es sei hier hervorgehoben, daß, nach der PlF zu urteilen, die Plasmaviskosität nicht immer diesen einheitlichen Gradienten zu zeigen braucht. Des öfteren beobachtete ich für solche Blattzähne, die direkt auf das St. 9 zur Blattspitze hin folgten und morphologisch bereits deutlich als St. 10 gekennzeichnet waren, eine geringere „Viskosität" als für die Zellen des St. 9. Nach dieser Verringerung ging die PlF in den folgenden Zellen dann sprungweise zur Krampfplasmolyse über. Ähnliche Schwankungen traten z. T. auch in den morphologisch als St. 7 anzusprechenden Blattzähnen auf, jedoch nicht so regelmäßig wie es Borriss (1938) an seinem Material beobachtete, das sich anscheinend überhaupt in wesentlichen Dingen von dem meinen unterscheidet. Jedenfalls konnte ich an meinem Material für die beiden genannten Unregelmäßigkeiten keinen Zusammenhang mit dem entwicklungsphysiologischen Zustand des betreffenden Blattzahnes finden. Untersucht man dagegen die PlF älterer Blätter oder auch die aus der Sproßknospe kümmernder Pflanzen, so beobachtet man zunächst auch wieder die beschriebenen Gradienten, in den letzten Blattzähnen direkt neben der Blattspitze jedoch eine Konvexplasmolyse, also in diesen nun völlig ausdifferenzierten Zellen wieder eine geringere Viskosität.

b) Plasmolysezeit-Methode.

Wird nun vergleichsweise die Webersche PlZ-Methode zur Bestimmung der Plasmaviskosität verschieden alter Entwicklungsstadien der Blattzähne von *Helodea densa* herangezogen, so erhält man zwar ebenso, wie es die PlF-Methode ergab, eine Viskositätssteigerung zum St. 9 und 10, außerdem aber noch ein weiteres Maximum für die PlZ im St. 5 (Abb. 6). Zu demselben Ergebnis kam auch Borriss (1938) an diesem Objekt.

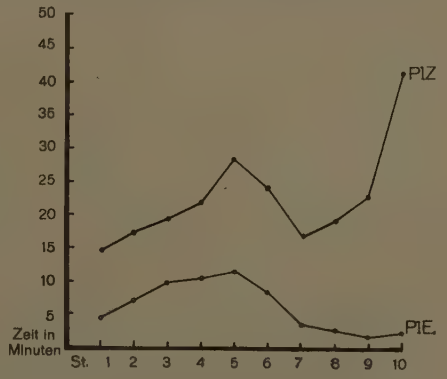


Abb. 6. Plasmolysezeiten (PlZ) und Grenzplasmolysezeiten (PlE) nach der Plasmolyse in 0,25 mol $CaCl_2$.

Aus den übereinstimmenden Resultaten beider Methoden für die ältesten Entwicklungsstadien wird man folgern dürfen, daß hier ein höherer Viskositätsgrad der Plasmakolloide vorliegt als in den jüngeren Blatt-

zähnen. Durch weitere Versuche mußte dann aber eine Entscheidung darüber erbracht werden, ob die Erhöhung der PlZ im St. 5 auf einer, wenn auch nur geringfügigen Viskositätssteigerung beruht, die durch die weniger empfindliche (Weber, 1928) PlF-Methode nicht erfaßt wurde, oder auf einem anderen die PlZ beeinflussenden Faktor. Die letztere Annahme mußte zunächst die größere Wahrscheinlichkeit besitzen, da ja, wie im vorhergehenden auseinandergesetzt, für die Größe der PlZ noch mehrere, nicht protoplasmatische Faktoren mitbestimmend sind, die bei geeigneter Anwendung der PlF-Methode zum Fortfall kommen.

Die Kurve in Abb. 6 stellt nun zunächst allein die PlZ in einer 0,25 mol $CaCl_2$-Lösung dar. In stärker konzentrierten Lösungen liegen die Zeiten bis zur Abrundung des Protoplasten in allen Entwicklungsstadien um nahezu den gleichen Betrag höher. Daher läßt sich die Diskrepanz in den Resultaten der PlZ- und PlF-Methode nicht durch einen Konzentrationseffekt (Abhängigkeit der Plasmolysedauer von dem Hypertoniegrad zwischen dem osmotischen Wert der Zelle und dem Plasmolytikum) erklären. Aber auch Lösungen anderer Salze und verschiedener Zucker ergaben stets einen ähnlichen Kurvenverlauf für die PlZ, wie er in Abb. 6 für 0,25 mol $CaCl_2$ dargestellt ist.

Aus den Untersuchungen von Weiss (1924), Kaho (1925a, b; 1926) u. a. geht nun hervor, daß die Kationen die Kolloide der Plasmagrenzschicht zur Entquellung, die Anionen diese dagegen zur Peptisation bringen. Wie stark jedoch die jeweilige Verschiebung des Hydratationsgrades durch die Einwirkung eines Ions ist, das hängt weitgehend von der Stellung des Kations bzw. des Anions innerhalb der lyotropen Reihe ab.

Nun beeinflußt eine Änderung der Hydratation im Ektoplasma nicht allein dessen Viskosität und damit die Plasmolyse-Eintrittsgeschwindigkeit (Tschistozerdova, 1930), wie die PlZ und PlF, sondern zugleich die Intrabilität und Permeabilität und somit wiederum die Giftigkeit des plasmolysierenden Stoffes für die Zelle (Cholodny u. Sankewitsch, 1934; Kaho, 1921a, b; 1925a, b; 1926). Ich hoffte daher durch Anwendung der bekannten Hofmeisterschen Reihen zur Bestimmung der PlZ zumindest eine vorläufige Entscheidung darüber erbringen zu können, ob die Erhöhung der Plasmolysedauer im St. 5 auf einem protoplasmatischen Faktor oder auf einem Membranfaktor beruht. Mikrochemische Untersuchungen hatten nämlich ergeben, daß sich Unterschiede in der chemischen Zusammensetzung der Membranen

verschieden alter Blattzähne nicht nachweisen lassen. (Vgl. auch Diehl, 1936.) Daher müßte eine Veränderung im Quellungszustand der Zellwandsubstanzen (Kotte, 1915; Förster, 1933) in allen Entwicklungsstadien dieselbe sein, d. h. unter dem Einfluß der verschiedenen Ionen der lyotropen Reihe der evtl. Membranfaktor in allen Blattzähnen gleichsinnig verändert und somit die PlZ-Kurven für die einzelnen Salze angenähert parallel zueinander verlaufen.

Ist dagegen die Erhöhung der PlZ im St. 5 durch einen protoplasmatischen Faktor bedingt, so muß eine sehr viel stärkere und unregelmäßigere Verschiebung der PlZ-Kurven erwartet werden. Denn mit Bestimmtheit kann für die einzelnen Entwicklungsstadien eine Verschiedenheit sowohl im kolloidchemischen Zustand des Protoplasten wie auch im pH des Zellsaftes angenommen werden, damit dann aber auch eine sehr unterschiedliche Beeinflussung des gesamten kolloidalen Systems und somit schließlich der PlZ durch die einzelnen Glieder der Hofmeisterschen Reihen. So ist es z. B. bekannt, daß sich die lyotropen Reihen bei verschiedenem pH völlig umkehren können (Höber, 1922, S. 276ff.). Aber auch sonst sind in der Literatur viele Beispiele für völlige Umkehrungen oder doch Umstellungen einzelner Glieder der Hofmeisterschen Reihen niedergelegt worden.

Um nun für derartige Serienversuche wirklich vergleichbare Zahlenwerte zu erhalten, führte ich die Versuche in der Weise durch, daß ich für jede Serie Blättchen derselben Sproßknospe wählte. Die Konzentration der Lösungen betrug für alle Salze 0,25 mol. Die in Tab. 1 (S. 336) dargestellten Ergebnisse stellen die Durchschnittswerte für je 10 Messungen dar.

Überblicken wir nun diese Zahlenreihen, so können wir feststellen, daß die Werte für die PlF in ihren Maxima in den St. 10 und 5, wie in ihrem Minimum im St. 7 durchaus nach der lyotropen Reihe verteilt sind. Aber auch für die anderen Werte lassen sich immer wieder die Hofmeisterschen Reihen ableiten. Besonders deutlich geht die angenäherte Parallelverschiebung der PlZ-Kurven aus der lyotropen Reihe der Kationen hervor. Für die Anionenreihe tritt dagegen anscheinend eine Unregelmäßigkeit insofern auf, als in den Lösungen des Kaliumrhodanids und -zitrats das erste Maximum für die PlZ nicht im St. 5, sondern erst im St. 6 erreicht wird. Gleichzeitig verschiebt sich hier aber das Minimum um ein Entwicklungsstadium. Eine entsprechende Verlagerung stellte ich aber auch gelegentlich in anderen Lösungen fest, so daß darauf kein so großer Wert gelegt werden darf.

Aus diesen Ergebnissen könnte nach den vorhergehenden Überlegungen gefolgert werden, daß die Steigerung der PlZ in einem

Tabelle 1.

PlZ für Blattzähne verschiedener Entwicklungsstadien in 0,25 mol Lösungen der Chloride der Kationenreihe und der Kaliumsalze der lyotropen Anionenreihe in Minuten.

Kationen-Reihe

St.	LiCl	NH_4Cl	NaCl	KCl	$MgCl_2$	$CaCl_2$
1.	2,7	3,4	4,8	5,5	5,7	5,5
2.	2,8	3,4	4,9	5,5	5,8	5,8
3.	3,9	4,9	6,2	8,0	7,1	19,8
4.	7,4	6,4	9,8	10,3	11,2	23,2
5.	**8,7**	**11,1**	**11,6**	**14,7**	**14,7**	**28,6**
6.	6,9	6,6	10,3	12,3	14,5	22,9
7.	**3,5**	**3,5**	**7,9**	**8,3**	**12,2**	**16,2**
8.	5,5	3,9	8,8	9,7	13,6	16,9
9.	6,2	4,4	9,6	13,7	18,4	22,5
10.	**7,2**	**6,0**	**10,2**	**17,0**	**21,8**	**48,0**

Anionen-Reihe

St.	KSCN	KJ	KNO_3	KCl	K_2SO_4	K_2HPO_4	K-Zitrat
1.	2,4	2,7	2,8	2,3	3,0	2,4	10,5
2.	2,4	2,9	2,8	2,6	3,0	3,5	10,5
3.	3,7	3,9	4,8	6,3	5,6	7,4	12,0
4.	4,9	4,8	6,8	10,6	10,3	14,4	13,3
5.	6,0	**7,9**	**11,6**	**15,2**	15,6	**27,7**	16,0
6.	**7,7**	6,7	10,4	12,9	**17,7**	26,0	**29,5**
7.	4,0	**2,8**	**4,1**	**5,3**	**8,6**	**15,8**	25,0
8.	**1,7**	5,9	7,5	8,3	10,0	16,0	**15,0**
9.	2,9	9,9	10,3	14,1	14,3	17,7	26,5
10.	**11,4**	**18,2**	**25,5**	**28,0**	**25,8**	**26,2**	**54,0**

mittleren Entwicklungsstadium der Blattzähne von *Helodea densa* durch einen Membranfaktor zu erklären sei. Denn aus dem Kurvenverlauf für die verschiedenen Salze ergaben sich keine so wesentlichen Umstellungen in den lyotropen Reihen, wie es für den Fall angenommen wurde, daß protoplasmatische Faktoren die Erhöhung der PlZ in den fraglichen Entwicklungsstadien begründen könnten. Für die St. 9 und 10, in denen nach den übereinstimmenden Ergebnissen der PlZ- und PlF-Methode eine höhere Viskosität vorliegen soll, ist dagegen der Einfluß der verschiedenen Ionen auf die PlZ größer; auch ist hier die lyotrope Reihe nicht völlig gewahrt geblieben: NH_4Cl, K_2SO_4, K_2HPO_4. —

Einen ähnlichen Indizienbeweis für die Bedeutung des Diffusionswiderstandes erbrachten PlZ-Versuche mit Stoffen großen Mol-Volumens. So fand ich, daß sich der Protoplast des St. 5 in Zuckerlösungen in den meisten Fällen viel langsamer abrundet, als der des

St. 10, eine Beobachtung, die ich bei den Elektrolytlösungen nur sehr selten machte. Auch lagen die anderen PlZ für die Zuckerlösungen stets bedeutend höher als für die Elektrolytlösungen. Da aber nach den Untersuchungen von Weiss (1924) die Beeinflussung des Plasmazustandes durch Traubenzucker eine Mittelstellung zwischen den Gliedern der Hofmeisterschen Reihen einnimmt, kann dies Versuchsergebnis wohl allein dadurch erklärt werden, daß der Zucker ein höheres Mol-Volumen, besitzt als die Elektrolyte und danach nur langsamer durch engporige Membranen zu diffundieren vermag. —

Zur weiteren Analyse der mit Hilfe der PlZ-Methode gewonnenen Ergebnisse mußte nun noch auf einige weitere protoplasmatische Eigenschaften wie die Permeabilität für die plasmolysierenden Substanzen und das Wasser geprüft werden.

Die Wasserpermeabilität bestimmte ich zunächst nach der Plasmolyseeintrittsmethode in verschieden konzentrierten Salz- und Zuckerlösungen. Wie im Vorhergehenden betont, hängt die Grenzplasmolysezeit nun aber keineswegs von der Wasserpermeabilität allein ab, sondern zugleich noch von einer ganzen Reihe weiterer Faktoren (S. 326). Überhaupt gibt es keine plasmolytische Methode zur Bestimmung einer Permeabilitätskonstanten, die ausschließlich diese protoplasmatische Eigenschaft mißt (vgl. auch Höfler, 1930; de Haan, 1933). In jedem Fall beeinflussen neben den kolloidchemischen Veränderungen des Zytoplasmas durch das Plasmolytikum als solches und neben der Zerreißung der Plasmagrenzschichten auch die Diffusionswiderstände für die plasmolysierende Lösung, die Viskosität des Ektoplasmas, der osmotische Wert des Zellsaftes und viele andere Faktoren die gewonnenen Ergebnisse. So dürfen wir also nach den bisher bereits vorliegenden Angaben von Diehl (1936), Drawert (1937 b) und Borriss (1938) über die sehr hohen Diffusionswiderstände in den Blättern von *Helodea densa* die an diesem Objekt scheinbar gemessenen Permeabilitätsgradienten nur mit größtem Vorbedacht auswerten.

Die Bestimmung der Eintrittsgeschwindigkeit der Plasmolyse in verschieden konzentrierten Salz- und Zuckerlösungen ergab nun, daß die Grenzplasmolysedauer für die Blattzähne der mittleren Entwicklungsstadien am höchsten liegt, in den ältesten Entwicklungsstadien steigt sie dagegen im allgemeinen gegenüber den vorhergehenden jüngeren nur ganz schwach oder auch gar nicht an (Abb. 8).

Völlig entsprechende Kurven ergaben sich auch für die Deplasmolysezeiten in Leitungswasser, Glycerin (0,25 mol) und Harnstoff (0,25 mol). Um den Diffusionswiderstand für die Lösungen nun möglichst zu erniedrigen, benützte ich nach den Versuchen mit Traubenzucker als Vorplasmolytikum auch Elektrolytlösungen. Da Einsalzlösungen jedoch den Protoplasten im allgemeinen sehr stark schädigen, verwendete ich vergleichsweise die auf das Doppelte verdünnte, balanzierte Lösung von Brenner (1920) (also auf 200 ccm H_2O: 1,82 g NaCl; 0,06 g KCl;

0,47 g $MgCl_2 + 6$ aq; 0,28 g $MgSO_4 + 7$ aq; 0,16 g $CaCl_2 + 6$ aq) als Vorplasmolytikum. Aber auch hier ergab sich ein völlig entsprechender Kurvenlauf für die Grenz-PlZ wie vorher.

Zu Resultaten ähnlich diesem Ergebnis gelangte auch Strugger (1935, 1936) auf Grund von Vitalfärbungsversuchen. Legte er nämlich Sproßknospen von *Helodea densa* in eine Neutralrotlösung 1 : 1000, so färbten sich allein die Spitzen der jungen Blättchen, während ihre meristematische und vor allem ihre Streckungszone ungefärbt blieben. (Vgl. Gicklhorn, 1922; Moder, 1932; Meindl, 1934 u. a.) Strugger (1935, 1936) schloß aus diesen Versuchen, daß die Permeabilität der Dauerzone höher ist als die der Streckungszone, wie es ebenfalls aus den in Abb. 6 dargestellten Versuchen gefolgert werden könnte. Jedoch bald nach dem Erscheinen des Struggerschen Praktikums wies Diehl (1936) darauf hin, daß man den gleichen Färbungsgradienten für Neutralrot auch dann erzielen kann, wenn die Blätter vorher mit Eau de Javelle behandelt waren. Dagegen werden sie gleichmäßig durchgefärbt, nachdem sie mit einer alkoholischen NaOH-Lösung behandelt wurden. Danach darf also aus den Färbungsgradienten in den Blättern von *Helodea densa* auf keinen gleichartigen Permeabilitätsgradienten geschlossen werden. Diehl erklärt die verschiedene Anfärbungsfähigkeit der einzelnen Zonen in den noch nicht ausgewachsenen *Helodea*-Blättern damit, daß die jungen Teile eines Blättchens von einer Kutikula — die sie zumindest indirekt nachzuweisen vermag, — bedeckt sind, während sie von den älteren Blättern bereits abgehoben sein soll. Zwar ist die von Diehl gegebene Erklärung wohl noch nicht ganz richtig (s. S. 360 ff.), doch zeigt sie bereits, daß mit Hilfe der Vitalfärbung am *Helodea*-Blatt keine Permeabilitätsunterschiede der Protoplasten erschlossen werden können, und das gleiche gilt für die plasmolytischen Methoden. Da andere Bestimmungsmöglichkeiten für Permeabilitätsänderungen in den Blattzähnen von *Helodea* nicht anwendbar sind, kann über diesen Faktor nichts Näheres ausgesagt werden. —

Gelang es also nicht, etwas über die Permeabilitätsänderungen während der Entwicklung der Blattzähne von *Helodea* auszusagen, so konnten durch entsprechende Versuche doch zwei die PlZ möglicherweise beeinflussende Faktoren ausgeschaltet werden, nämlich die Adhäsion des Zytoplasmas und die Stärke der Durchwachsung der Zellwand mit Plasmafäden. Dazu legte ich Blättchen für 3^h in eine 0,25 mol Traubenzuckerlösung. Nach dieser Zeit war in allen Entwicklungsstadien der Endplasmolysegrad für diese Konzentration erreicht. Darauf erfolgte wiederum in 3^h durch allmähliche Zugabe von Leitungs-

wasser die Deplasmolyse und anschließend eine erneute Plasmolyse in 0,25 mol $CaCl_2$, in der die PlZ dann bestimmt wurde.

Die so gewonnenen Zahlenwerte weisen nun genau, wie wir es bei einer einfachen Plasmolyse gesehen hatten, einen ersten Anstieg der PlZ vom St. 1 zum St. 5, dann einen Abfall zum St. 7 und einen erneuten Anstieg zum St. 10 auf (Abb. 8). Auch konnte für die zweite Plasmolyse kaum eine geringere Zeitdauer gemessen werden als für die erste. Die kurze Zeitspanne zwischen der erfolgten Deplasmolyse und der zweiten Plasmolyse kann nun nicht dazu ausreichen, eine erneute innige Verbindung zwischen dem Zytoplasma und der Membran zu ermöglichen. So zeigen diese Versuche also, daß die Adhäsion des Zytoplasmas und vor allem die Stärke seiner Verwachsung mit der Membran die verlängerte Plasmolysedauer für das St. 5 nicht zu erklären vermögen. —

Schließlich sollte noch in einer anderen Weise eine Entscheidung der vorliegenden Frage versucht werden: Nachdem Heilbronn (1914) bereits gezeigt hatte, daß die Viskosität des Zytoplasmas durch eine Äthernarkose verändert werden kann, wies Weber (1921 b, 1924 b, 1925 b) nach, daß sie durch schwache Ätherdosen erniedrigt, durch stärkere dagegen erhöht wird. (Vgl. auch Gratzy und Weber, 1931.) Es besteht demnach die Möglichkeit, die Viskosität des Ektoplasmas durch eine geeignete Ätherbehandlung innerhalb gewisser Grenzen beliebig zu variieren. Für *Helodea* gibt Weber (1925 b) eine $^1/_2$- bis mehrstündige Vorbehandlung mit einer 1—3 % wäßrigen Ätherlösung als viskositätserniedrigend an. Für meine Versuche legte ich die *Helodea*-Blättchen für 30 Minuten in eine 2% Ätherlösung, die zu jedem Versuch mit Narkose-Äther in Leitungswasser frisch angesetzt wurde. Darauf erfolgte die Bestimmung der Plasmolysedauer in einer 0,25 mol $CaCl_2$-Lösung. In Tab. 2 sind die Ergebnisse für derart narkotisierte und zum Vergleich dazu die für unbehandelte Blattzähne zusammengestellt.

Tabelle 2. Plasmolyse-Zeiten narkotisierter (I) und nicht narkotisierter (II) Blattzähne in 0,25 mol $CaCl_2$ in Minuten und deren Verhältnis zueinander (III).

Entwicklungsstadium	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
I.....	3	3	5,8	7,8	**9,3**	7,7	**4,6**	5,6	7,4	**10,1**
II.....	5,6	5,7	10,5	13,9	**20,5**	17,8	**12,7**	15,5	25,5	**46,5**
III (= II : I) .	1,9	1,9	1,8	1,8	2,2	2,3	2,8	2,8	3,4	**4,6**

Wie die Zahlenreihe für die ätherisierten Zellen (I) zeigt, liegen die PlZ hier gegenüber denen nicht vorbehandelter (II) Blattzähne bedeutend niedriger; es wurde dort also die Viskosität stark erniedrigt. Aber

trotzdem bleibt der zweigipflige Kurvenverlauf wie in allen früheren Plasmolyseversuchen erhalten.

Ob nun die Erhöhung der PlZ in St. 5 auf einer Steigerung der Plasmaviskosität beruht oder nicht, können wir aus diesen beiden Zahlenreihen zunächst noch nicht entscheiden. Denn auch im St. 10 bleibt nach der Narkose eine höhere Plasmolysedauer als in den vorhergehenden Stadien bestehen. Hier nahmen wir aber an, daß die längere PlZ wirklich einem erhöhten Viskositätsgrad entspricht. Berechnen wir nun aber das Verhältnis der PlZ narkotisierter Zellen zu der nicht behandelter (III), so ergibt sich ein völlig anderer Kurvenverlauf. Wir erhalten dann kein Maximum für das St. 5 mehr. Dies muß es aber sehr wahrscheinlich machen, daß die Plasmaviskosität in diesem Entwicklungsstadium nicht oder nur sehr unwesentlich verschieden ist von der der nächst jüngeren und älteren Stadien und daß der Anstieg der PlZ dort nicht auf einem protoplasmatischen Faktor beruht, sondern auf einem Membranfaktor. —

Überblicken wir nun die bisherigen Ergebnisse zur vergleichenden Bestimmung der Viskositätsveränderung des Zytoplasmas im Laufe der Blattzahnentwicklung von *Helodea*, so ergibt sich in Auswertung der beiden in der Zellphysiologie so häufig angewandten plasmolytischen Methoden im Sinne Webers eine ziemlich beträchtliche Erhöhung des Viskositätsgrades von den Entwicklungsstadien 7 und 8 zu dem der St. 9 und 10. Im Gegensatz zur PlF-Methode weist die PlZ-Methode aber scheinbar noch einen weiteren Anstieg der Viskosität des Ektoplasmas zum St. 5 auf.

Diese Steigerung in der PlZ kann nun nicht durch Änderungen in der elastischen Membrandehnung oder des osmotischen Wertes im Zellsaft begründet werden. Andererseits vermag auch eine besonders hohe Adhäsion des Zytoplasmas oder eine innigere Durchwachsung der Zellwand mit Plasmafäden diese verlängerte Plasmolysedauer nicht zu erklären. Daß aber die Änderung in der Zellgröße und damit der Oberfläche der semipermeablen Grenzschicht wie der Dicke des Plasmabelages die Erhöhung der PlZ im St. 5 bewirkt, wird dadurch unwahrscheinlich, daß die genannten Größen sich in Form einer glatten Kurve während der Blattzahnentwicklung verändern. Die PlZ nimmt dagegen vom St. 5 aus sowohl zu den jüngeren wie zu den älteren Zellen ab. Da andererseits verschiedene Salz- und Zuckerlösungen in variierter Konzentration stets einen zweigipfligen Kurvenverlauf für die PlZ ergaben, scheidet auch die Möglichkeit aus, daß bestimmte kolloidchemische Veränderungen im Zytoplasma durch die Art oder

Konzentration des Plasmolytikums verursacht sein können. Diese Versuche geben nun zugleich einen Hinweis (jedoch keinen Beweis) dafür, daß die Steigerung der PlZ im St. 5 gar nicht auf der Veränderung einer protoplasmatischen Größe, sondern vielmehr auf einem Membranfaktor beruht.

Damit ist der Analyseversuch zunächst so weit wie möglich vorgetrieben, aber trotzdem die Steigerung der PlZ im St. 5 noch keineswegs einwandfrei geklärt. So war es nicht möglich, alle Faktoren zu prüfen, die einen Einfluß auf die Plasmolysedauer haben können. Zum anderen ergaben die Untersuchungen über die Permeabilitätsänderungen kein klares Resultat. Somit zeigen diese Versuche an dem scheinbar so einfachen Objekt auf das deutlichste, wie schwierig es sein kann, allein mit Hilfe der plasmolytischen Methoden vergleichende Viskositätsbestimmungen durchzuführen.

c) Zentrifugiermethode.

Die Schwierigkeiten in den vorhergehenden Versuchen begründeten sich vor allem auf der Tatsache, daß sowohl die PlF als auch die PlZ durch sehr viele zellphysiologische Faktoren zugleich beeinflußt werden.

Neben den bisher genannten Methoden bestehen nun jedoch noch einige weitere Möglichkeiten, den Viskositäts- und damit den Hydratationsgrad des Plasmas durch Viskositätsbestimmungen nach physikalischen Methoden zu messen. Von den für physikochemische Untersuchungen angewendeten Verfahren hat vor allem das der Verlagerungsfähigkeit spezifisch schwererer Körper in dem zu untersuchenden Substrat beim Zentrifugieren in die Zellphysiologie Eingang gefunden. Da bei einem derartigen Verfahren alle Einschlüsse des Zytoplasmas entsprechend ihrer spezifischen Dichte und dem Reibungswiderstand des Plasmas verlagert werden, ist diese Methode auch für fast alle Objekte anwendbar. Dazu bietet sie gegenüber den bisher besprochenen den großen Vorteil, daß aus diesen Ergebnissen nach physikalischen Gesetzen, die aus Modellversuchen abgeleitet wurden, auf die Viskosität des Gesamtzytoplasmas im absoluten Maß geschlossen werden kann. Dafür ist es aber notwendig, daß man die spezifische Dichte der verlagerten Plasmaeinschlüsse und die des Plasmas selbst kennt.

Sind diese Größen dagegen unbekannt, und begnügt man sich aus dem Grunde mit relativen Maßangaben, so treten auch in der Anwendbarkeit der Zentrifugiermethode für biologische Untersuchungen wiederum Schwierigkeiten hervor, die nur schwerlich zu umgehen sind. Für vergleichende Untersuchungen muß dann nämlich die Forderung

erfüllt sein, daß die Dichte des Plasmas und der verlagerten Einschlüsse in den einzelnen Zellen die gleiche ist. Darüber kann jedoch für den allgemeinen Fall nichts ausgesagt werden. In die Zelle aber künstlich Fremdkörper mit einem bestimmten spez. Gewicht, z. B. Eisenspäne einzufügen, wie es Heilbronn (1922) bei *Myxomyceten* durchführte, ist nur dann ohne größere Schädigung der Zelle möglich, wenn sie nicht wie bei den höheren Pflanzen von einer festen Membran umgeben ist. Bezieht sich dagegen die Untersuchung auf die Chloroplasten, so muß zumindest dafür Sorge getragen werden, daß deren Stärkegehalt in den zu vergleichenden Geweben der gleiche ist (Moder, 1932; Kessler, 1935).

Ob und wie sehr sich zum anderen die Dichte des Zytoplasmas, vor allem während der Ontogenese eine Zelle zu ändern vermag, darüber wissen wir bisher noch nichts. Kessler (1935) nimmt an, daß sich die Viskosität und Dichte des Plasmas „nicht unabhängig von einander, sondern gleichsinnig ändern". Diese Annahme erscheint mir die Dinge jedoch zu einfach und dazu auch unrichtig darzustellen. So muß zunächst bei der Auswertung der Zentrifugiermethode mit einem noch unbekannten Faktor gerechnet werden.

Weiter stellte es sich in den letzten Jahren heraus, daß starkes und mehrmaliges Zentrifugieren die Viskosität des Zytoplasmas nicht unbedeutend beeinflussen kann (vgl. Timmel, 1927; Küster, 1932; Lanz, 1939; Northen, H. T. nnd Northen, R. T., 1939). Schwaches und nicht zu langes Schleudern scheint dagegen die Struktur des Plasmas und damit dessen Viskosität nicht zu verändern (Weber, 1921b, 1924 a, b, 1927, 1929 a; Moder, 1932, Jungers, 1934). Somit dürfen also nicht zu hohe Zentrifugalkräfte nur kurze Zeiten auf die Gewebe einwirken. Dadurch kann aber das Ergebnis wiederum verfälscht werden; denn die Verlagerungsfähigkeit eines Plasmaeinschlusses hängt z. T. auch von dessen Formwiderstand, also von der rel. Oberfläche ab. Man ist also dazu genötigt, verschieden starke Zentrifugalkräfte auf das Gewebe vergleichsweise einwirken zu lassen, bevor Rückschlüsse auf die Plasmaviskosität erlaubt sind.

Auch diese Überlegungen zeigen also, wie schwierig es sein kann, selbst mit Hilfe physikalischer Methoden befriedigende Viskositätsbestimmungen im biologischen Milieu durchzuführen.

Es sind nun aber des öfteren Untersuchungen darüber angestellt worden, ob die PlF bzw. PlZ und die zentrifugale Verlagerung gleiche Werte für die Plasmaviskosität ergeben. Weber (1921 b, 1924 a, b, 1927, 1929a), Moder (1932), Prud'homme van Reine (1935) u. a.

fanden eine recht gute Übereinstimmung der Ergebnisse. Dies bestätigen für einige weitere Objekte auch Kessler (1935) und Kessler und Ruhland (1938), für andere dagegegen nicht. Soweit die Resultate der PlF- und PlZ-Methode in diesen Fällen nun nicht maßgeblich durch Faktoren beeinflußt wurden, die von dem Viskositätsgrad des Plasmas unabhängig sind, und die Ergebnisse der Zentrifugenmethode nicht aus anderen Gründen zu Fehlschlüssen führten, muß diese Diskrepanz dadurch erklärt werden, daß die Verlagerungsfähigkeit der Plasmaeinschlüsse von der Viskosität des Gesamtplasmas abhängig ist, die PlZ und PlF dagegen allein von der des Ektoplasmas (Weber, 1924 a, b; 1925 a; Kessler, 1935). Beide brauchen jedoch nicht den gleichen Wert zu besitzen.

Eigene Versuche zur Bestimmung der Viskositätsveränderungen im Zytoplasma führte ich nun in folgender Weise durch: Eine ganze Sproßknospe von *Helodea densa* wurde in ein Zentrifugengläschen so eingeführt, daß die Blattzahnspitzen zum Grunde des Glases wiesen. Ihr Abstand von der Zentrifugenachse betrug dann etwa 13 cm, die Umdrehungszahl der elektrischen Zentrifuge 2000 pro Min. Die Dauer des Zentrifugierens variierte ich zwischen 5, 10, 15 und 30 Min. Danach nahm ich die Sproßknospen aus den Gläsern heraus und präparierte die Blättchen möglichst schnell zur Untersuchung ab. Den im vorhergehenden genannten Forderungen glaubte ich weiter dadurch am besten gerecht zu werden, daß ich nicht allein die Verlagerung der Chloroplasten bzw. Leukoplasten verfolgte, sondern auch zugleich die aller mikroskopisch erkennbaren Plasmaeinschlüsse. Dazu verglich ich in diesen Untersuchungen jeweils nur 2 aufeinander folgende Entwicklungsstadien der Blattzähne.

Das Ergebnis dieser Versuche war nun in allen ihren Variationen recht einheitlich: In den jüngsten Stadien fand ich keine, oder nur eine sehr geringe Umordnung in den Zellen. In den folgenden nahm dann aber die Verlagerung bis zum St. 7 zu, wurde dann jedoch stufenweise wieder geringer (Abb. 8). Aus diesen Untersuchungen ergibt sich also eine Kurve für die Viskositätsänderungen des Zytoplasmas während der Blattzahnentwicklung, die weitgehend der aus den PlF-Versuchen erschlossenen entsprach. Auch sie wiesen ja nur einen Anstieg für den Hydratationsgrad des Zytoplasmas zum St. 10 nach.

d) Weitere Methoden.

Untersuchungen über die Fallgeschwindigkeit von Plasmaeinschlüssen, wie sie Němec (1901) an *Vicia-Faba*-Wurzeln durchführte, schließen die gleichen Fehlerquellen ein, die bereits für die Zentrifugiermethode besprochen wurden. Den Viskositätsgrad des Zytoplasmas dagegen nach dem Fadenziehen während der Plasmolyse zu beurteilen (Weber, 1921 a) ist nur bei wenigen Objekten möglich. Weiter wurde im vorhergehenden bereits betont, daß sich auch die Methode von

Heilbronn (1922), in die Zelle künstlich eingefügte Fe-Späne magnetisch abzulenken und danach die Viskosität im absoluten Maß zu bestimmen, bei *Helodea*-Blättern nicht zur Anwendung bringen läßt. So bleibt die Pekareksche (1930) absolute Viskositätsmessung mit Hilfe der Brownschen Molekularbewegung. Doch verlangt diese Methode, daß das Substrat, hier also das Zytoplasma, vollständig ruht. Diese Voraussetzung ist in den *Helodea*-Blattzähnen aber keineswegs gegeben, da hier die Protoplasmaströmung z. T. recht beträchtlich ist.

Aber auch diese protoplasmatische Größe ist von der Viskosität wenigstens teilweise abhängig. (Pfeffer, 1890; Heilbronn, 1914; Weber, 1925 b: Linsbauer, 1928; Colla, 1928.) Doch besteht auch hier wiederum keine einfache Beziehung, und wir müssen heute annehmen, daß die Protoplamaströmung außer durch die Plasmaviskosität noch durch eine diese Bewegung auslösende Kraft und bestimmte Reizstoffe beeinflußt wird (Hauptfleisch, 1892; Fitting, z. B. 1937). Trotzdem kann mit Linsbauer (1928, S. 565) die Vermutung ausgesprochen werden, daß „jeder Faktor, der das Ausmaß der Viskosität verändert,.. auch auf die Protoplasmaströmung von Einfluß ist."

Obgleich also die Bestimmung der bekanntlich allzu launenhaften Protoplasmaströmungsgeschwindigkeit auch keineswegs sichere Werte für die Plasmaviskosität ergeben kann, so sollten doch einige solche Messungen an den Trichomen durchgeführt werden. Derartige Versuche können zudem sehr wertvolle Ergänzungen zu den mit Hilfe der PlF- und PlZ-Methode gewonnenen Ergebnissen darstellen, da diese von der Viskosität des Ektoplasmas (Weber, 1924 a, b; 1925 a; Kessler, 1935) abhängig sind, jene aber von der des Endoplasmas.

Um nun die Fehlerquellen möglichst auszuschalten, achtete ich darauf, daß die Protoplasmaströmung auf der beobachteten Strecke einer gleichförmigen Bewegung entsprach (Heilbronn, 1914), und daß sie nicht durch die Brownsche Molekularbewegung überdeckt wurde. Weiter suchte ich nach Möglichkeit lange und gerade Meßstrecken heraus, um so Zufälligkeiten und Störungen zu vermeiden. Auch nahm ich die vergleichenden Messungen stets an Trichomen desselben Blattes vor.

In den jüngsten Stadien läßt sich nun keine Strömung des Zytoplasmas beobachten. Selbst in den St. 5 und 6 überwiegt die Brownsche Molekularbewegung oft noch die des Protoplasten. Erst in den folgenden Entwicklungsstadien lassen sich dann solche Messungen recht gut durchführen. Wie bei allen vorhergehenden Untersuchungen, so ergaben auch diese Messungen einen Anstieg des Viskositätsgrades von St. 7 zum St. 10. So wurde z. B. als Zeit, in der ein Chloroplast eine bestimmte Meßstrecke durchströmt, für das St. 7: 12 sec.

gemessen, für das St. 10 dagegen 95 sec. Aber auch in den St. 5 und 6 scheint, soweit hier die Ergebnisse durch die Molekularbewegung nicht zu stark beeinflußt werden, die Strömungsgeschwindigkeit der Plasmaeinschlüsse geringer zu sein als im St. 7. —

Fassen wir nun die bisherigen Ergebnisse zusammen, so ergibt sich aus allen Versuchsreihen, daß die Viskosität des Zytoplasmas und zwar sowohl die des Ektoplasmas wie die des Endoplasmas vom St. 7 bis zum St. 10 stufenweise, zunächst nur langsam, dann aber sehr beträchtlich ansteigt. Viel weniger einheitlich sind dagegen die Folgerungen für die Viskositätsänderungen in der Entwicklungsreihe von St. 3 bis St. 7. Die PlF-Methode zeigt hier keine Unterschiede an. Die Zentrifugiermethode wie die Messungen der Strömungsgeschwindigkeit der Zytoplasmaeinschlüsse weisen dagegen auf eine Abnahme des Hydratationsgrades der Plasmakolloide mit fortschreitender Differenzierung der Trichome bis zum St. 7 hin. Schließlich sollte aus der PlZ ein Maximum für die Viskosität im St. 5 geschlossen werden.

Die PlZ-Methode unterscheidet sich nun sehr wesentlich von den anderen Viskositätsbestimmungen darin, daß ihre Ergebnisse nicht allein durch protoplasmatische Faktoren bestimmt werden, sondern zugleich durch mehrere sog. „äußere" Nebenfaktoren. So mußten es diese wie auch einige weitere Versuchsreihen wahrscheinlich machen, daß das Maximum in der PlZ für das St. 5 gar nicht durch protoplasmatische Faktoren begründet ist, sondern lediglich durch die erschwerte Diffusion der Plasmolytika durch das Gewebe. Um diese Ansicht zu prüfen, war es notwendig, Diffusionsversuche mit verschiedenen Stoffen am *Helodea*-Blatt durchzuführen.

3. Untersuchungen über die Diffusionswiderstände in dem *Helodea*-Blatt.

Derartige Diffusionsversuche lassen sich nun am besten mit Farbstoffen durchführen. Zunächst hat man hier den Vorteil, daß das Ergebnis direkt abgelesen werden kann, zum anderen sind mit Farbstoffen bereits des öfteren ähnliche Untersuchungen (Goebel, 1903; Frenzel, 1929; Dietrich, 1929; Czaja, 1930) und unzählige Modellversuche durchgeführt worden, so daß es gelingen sollte, aus diesen Versuchen weitergehende Schlüsse zu ziehen als aus anderen. Dazu kommt, daß es bei den Farbstoffen, wie wohl in keiner anderen Gruppe organischer Substanzen, möglich ist, durch Einführung bestimmter chemischer Radikale einzelne physikochemische Eigenschaften der Stoffe in weiten

Tabelle 3. Zusammenstellung der zur Untersuchung angewendeten Farbstoffe.

	Bezeichnung des Farbstoffes	Hersteller	Bezugsjahr	Farbstoffgruppe	entspricht Farbstoff Nr. aus Schultz Bd.
1.	Alizaringelb R	IG-Farben	1939	Monoazo	I 66
2.	Alkaliblau B	Merck	?	Triphenylmethan	—
3.	Anilinblau	Grübler	1939	Triphenylmethan	I 792
4.	Auramin O	IG-Farben	1939	Diphenyl	I 752
5.	Aurantia	Grübler	alt	Nitro	I 15
6.	Azoblau	„	1938	Disazo	I 460
7.	Azorubin	„	1938	Monoazo	I 208
8.	Benzoazurin	„	1938	Disazo	I 497
9.	Benzopurpurin (Birsch-Hirschfeld)	„	1938	Disazo	I 451
10.	Biebracher Scharlach	„	alt	Disazo	I 569
11.	Bismarckbraun	„	1938	Disazo	I 311
12.	Bordeaux BX	IG-Farben	1939	Disazo	I 549
13.	Bordeaux R	Grübler	1938	Monoazo	I 123
14.	Chrysamin G	IG-Farben	1939	Disazo	I 419
15.	Chrysoidin krist.	Merck	1935?	Monoazo	I 27
16.	Congocorinth	Grübler	1938	Disazo	I 365
17.	Congorot	„	1938	Disazo	I 360
18.	Cottonblau	„	1938	Triphenylmethan	I 816
19.	Cristallviolett (Pulver)	„	1938	Triphenylmethan	I 785
20.	Cyanin B	Merck	alt	Triphenylmethan	I 829
21.	Dahlia	Grübler	1938	Triphenylmethan	I 784
22.	Deltapurpurin 5B	IG-Farben	1938	Disazo	I 453
23.	Diaminblau BB	„	1938	Disazo	I 385
24.	Diamingoldgelb	„	1939	Disazo	I 529
25.	Diaminheliotrop O	„	1938	—	II 70
26.	Diaminreinblau FF	„	1939	Disazo	I 510
27.	Diaminschwarz BH	„	1938	Disazo	I 393
28.	Diaminviolett N	„	1938	Disazo	I 395
29.	Echtorange O	„	1939	Monoazo	I 192
30.	Echtsäureblau R	„	1939	Xanthen	I 872
31.	Echtsäureviolett A2R	„	1939	Xanthen	I 871
32.	Eosin w.gelbl.	Grübler	1934	Xanthen	I 881
33.	Erythrosin pur.	„	1936	Xanthen	I 887
34.	Fuchsin-Base	„	1939	Triphenylmethan	I 779
35.	Fuchsin S	„	1937	Triphenylmethan	I 800
36.	Indigkarmin	„	alt	Indigoider Farbst.	I 1309
37.	Janusgrün	„	1935	Monoazo	I 282
38.	Jodgrün	„	1938	Triphenylmethan	I 790
39.	Lederbraun	IG-Farben	1939	Disazo	I 287
40.	Lichtgrün FS	Grübler	1932	Triphenylmethan	I 765
41.	Malachitgrün Ia krist.	„	1939	Triphenylmethan	I 754
42.	Methylblau	Hollborn	alt	Triphenylmethan	I 815?
43.	Methylenblau f. Bac. Koch	Grübler	1938	Thiazin	I 1038
44.	Methyleosin	Merck	alt	Xanthen	I 882?
45.	Methylgrün OO	Grübler	1938	Triphenylmethan	I 788
46.	Methylorange	„	1932	Monoazo	I 176
47.	Methylviolett BB	„	1938	Triphenylmethan	I 783
48.	Nachtblau	„	1938	Triphenylmethan	I 823
49.	Naphthylenblau R	„	1938	Oxazin	I 1025
50.	Neutralrot rein	„	1938	Azin	I 946
51.	Nilblau-chlorhydrat	„	1938	Oxazin	I 1030
52.	Nilblau-sulfat	„	1938	Oxazin	I 1029

	Bezeichnung des Farbstoffes	Hersteller	Bezugsjahr	Farbstoffgruppe	entspricht Farbstoff Nr. aus Schultz Bd.	
53.	Orange G	Grübler	1938	Monoazo	I	39
54.	Orseillin BB	„	1938	Disazo	I	572
55.	Patentblau V	IG-Farben	1939	Triphenylmethan	I	826
56.	Pikrinsäure			Nitrophenol	I	9
57.	Ponceau G	Riedel	alt	Monoazo	I	95?
58.	Rhodamin B	Merck	1939	Xanthen	I	864
59.	Rhodamin S	IG-Farben	1939	Xanthen	I	858
60.	Rosanilin-Base	Grübler	1938	Triphenylmethan	I	780
61.	Rosazurin B	„	1938	Disazo	I	456
62.	Rose bengale	Merck	1920?	Xanthen	I	882
63.	Safranin O wasserlöslich	Grübler	1938	Azin	I	997
64.	Säuregrün	„	1938	Triphenylmethan	I	764
65.	Smaragdgrün	„	1934	Triphenylmethan	I	760
66.	Thionin pur. Ehrlich	„	1938	Thiazin	I	1036
67.	Toluidinblau	„	1938	Thiazin	I	1041
68.	Tuchrot B	IG-Farben	1939	Disazo	I	543
69.	Tuchrot 3B extra	„	1939	Disazo	I	545
70.	Vesuvin	Grübler	1938	Disazo	I	318
71.	Victoriablau 4R	„	1938	Triphenylmethan	I	793

Grenzen beliebig zu beeinflussen und somit eine Ansicht experimentell leicht auf ihre Richtigkeit zu prüfen.

Die Färbungsversuche führte ich in folgender Weise durch: Wie zu den vorhergehenden plasmolytischen Untersuchungen trennte ich 6—8 mm lange Blättchen aus der Sproßknospe von *Helodea densa* ab und legte sie in kleine Deckelgläschen für 3 Tage in die betreffenden 0.1 % Farbstofflösungen. Diese waren alle in dest. Wasser angesetzt, um so einen allzu schnellen Alterungsprozeß der Farbstoffmoleküle durch Polymerisation unter dem Einfluß der im Leitungswasser enthaltenen Elektrolyte zu vermeiden, wie es vor allem für das Kongorot und Neutralrot bekannt ist. Da es zudem bei diesen zur Bestimmung der Membranporenweite durchgeführten Versuchen, wie Czaja (1930) zeigte, wesentlich auf die Teilchengröße der Substanzen ankommt, diese sich aber nach den Untersuchungen von Nistler (1930, 1931; vgl. dazu auch: Biltz, Vegesack, 1910; Herzog, Polotzky, 1914; Fürth, Ullmann, 1927; Süllmann, 1931) in den ersten Stunden nach dem Ansetzen der Farbstofflösungen sehr stark ändern, verwendete ich ausschließlich Lösungen, die länger als einen Tag vom direkten Licht abgeschlossen gestanden hatten, jedoch nicht älter waren als höchstens 10 Tage.

Damit, daß ich die verwendeten Substanzen im Gegensatz zu den früheren plasmolytischen Untersuchungen in dest. Wasser löste, gab ich allerdings den Vorteil einer geringeren Schädlichkeit für das Gewebe auf. Doch auch im Brunnenwasser konnte eine solche während der 3tägigen Einwirkungsdauer nicht ausbleiben. Um jedoch möglichst klare Ergebnisse in diesen Diffusionsversuchen zu erlangen, war es schon notwendig, die Gesamtversuchsdauer auf 3 Tage festzusetzen. Wie weit nun die Farbstoffe in das Gewebe eindrangen, kontrollierte ich mikroskopisch 24, 48 und 72 Stunden nach dem Einlegen der Blättchen in die Lösungen.

Die zu diesen Versuchen verwendeten Farbstoffe sind in Tabelle 3 zusammengestellt. Neben den Firmennamen der Substanz enthält die Tabelle weiter Angaben

1. über den Hersteller, 2. das Bezugsjahr, 3. die Farbstoffklasse und 4. schließlich die Nummer des in den Schultzschen Farbstofftabellen (1931) angegebenen Farbstoffes, dem die untersuchte Substanz nach Angaben der Herstellerfirma entspricht. Diese letzte Angabe scheint mir insofern für alle Färbungsversuche sehr wesentlich, da es wegen der zahlreichen Synonyme aus vielen Arbeiten leider nicht ersichtlich ist, mit welchem Farbstoff die Versuche durchgeführt wurden, und dadurch Nachprüfungen sehr erschwert werden.

Wie die Tabellen 3 bis 5 zeigen, wurden zu diesen Untersuchungen Farbstoffe aus allen Gruppen der Teilchengröße und der Lipoidlöslichkeit, und zwar in jeweils möglichst gleicher Anzahl herangezogen. Bei der Auswahl der Stoffe bevorzugte ich weder Membran- oder Plasmafarbstoffe, noch saure oder basische. Auch finden sich Substanzen aus fast allen wichtigeren Farbstoffklassen in dieser Zusammenstellung. Die Gleichsetzung aller Variationsmöglichkeiten führte ich so weit durch, um auf diese Weise ein möglichst klares Bild über die erwarteten Diffusionswiderstände zu erlangen. Schließlich wählte ich auch einige unbekanntere Farbstoffe heraus, um so die Gelegenheit zu haben, die Abhängigkeit der Diffusionsgeschwindigkeit im *Helodea*-Blatt von bestimmten chemischen Radikalen in einzelnen Stoffgruppen prüfen zu können.

Es soll nun nicht die Beschreibung der Färbeergebnisse eines jeden einzelnen Farbstoffes folgen. Vielmehr möchte ich von vornherein sich gleich oder sehr ähnlich verhaltende Substanzen zu Gruppen zusammenfassen und deren 8 unterscheiden.

Zur I. Gruppe gehören: Alizaringelb R, Auramin O, Chrysoidin krist., Malachitgrün Ia, Orange G, Pikrinsäure, Smaragdgrün. Sie alle färben schon am 1. Tage das *Helodea*-Blatt völlig gleichmäßig durch, so daß kein Unterschied in der Färbungsintensität der Spitze, Basis und der Streckungszone besteht.

Die Stoffe der II. Gruppe mit: Methylenblau, Naphthylenblau, Nilblausulfat und Vesuvin färben die Blattfläche bis zum 3. Tage zwar ebenfalls gleichmäßig durch, doch bleibt hier am 1. Tage noch eine allerdings recht schmale Zone im Mittelfeld ungefärbt, die am 2. Tage dann schwach tingiert ist, und erst am 3. Tage ist im ganzen Blatt eine gleichmäßig starke Färbung eingetreten.

Zur Gruppe III lassen sich: Bismarckbraun, Cristallviolett, Lederbraun, Neutralrot, Rhodamin B und Thionin zusammenstellen. Auch sie vermögen wie die Substanzen der Gruppe II nicht an einem Tage die gesamte Blattfläche zu durchdringen. Die ungefärbte Zone ist hier aber breiter. Vor allem unterscheiden sich diese Farbstoffe jedoch von denen der Gruppe II dadurch, daß sie diesen mittleren Streifen auch am 2. und 3. Tage nur ganz schwach tingieren. Es bleibt also bei den Substanzen der Gruppe III selbst nach 72 Stunden noch eine breitere Zone, deren Färbungsintensität bedeutend geringer ist als die

der Blattspitze und der Basis. Erwähnt sei, daß viele Farbstoffe dieser Gruppe die Blattzähne stärker als das Blattfeld tingieren, jene also elektiv anfärben.

Die Farbstoffe der IV. Gruppe: Aurantia, Dahlia, Fuchsin bas., Methylviolett BB, Rhodamin S, Rosanilin bas., Safranin O und Toluidinblau haben gemein, daß sie von der Spitze aus in das Gewebe höchstens soweit eindringen, daß die Blattzähne vom St. 8 noch angefärbt werden. Von der Basis aus gelangen sie am ersten Versuchstage bis zu den Blattzähnen des St. 5, am 2. und 3. Tage bis zu denen des St. 6. Bei älteren Blättern wird von Fuchsin bas., Rosanilin, Methylviolett BB und Dahlia in einzelnen Fällen allerdings auch das Zwischenfeld ganz schwach tingiert.

Zur Gruppe V sollen folgende Farbstoffe zusammengestellt werden: Eosin w. gelbl. Erythrosin pur., Fuchsin S, Jodgrün, Methyleosin, Methylgrün 00, Nilblau-chlorhydrat, Rose bengale und Victoriablau 4 R. Sie dringen von der Basis aus nicht über das Blattzahnstadium 3, von der Spitze nicht über das St. 10 hinaus in das Gewebe ein.

Bei den Substanzen der VI. Gruppe mit: Chrysamin G, Diamingoldgelb, Janusgrün, Nachtblau, Tuchrot B und 3 B extra bleibt die Färbung auf dem Stande des ersten Tages stehen. Dann ist von der Basis her die Blattfläche bis zum Blattzahnstadium 2 tingiert und an der Spitze nicht mehr der ganze von den Blattzähnen des St. 10 umgrenzte Bezirk.

Zur VII. Gruppe sollen folgende Farbstoffe zusammengestellt werden: Azorubin, Biebracher Scharlach, Cyanin B, Echtorange O, Echtsäureblau R, Echtsäureviolett A 2 R, Indigkarmin, Lichtgrün FS, Methylorange, Orseillin BB, Patentblau V, Ponceau G und Säuregrün. Sie diffundieren von dem Schnittrand aus nur 3 — 10 Zellschichten tief in das Gewebe ein. An der Blattspitze sind nur einzelne, nicht immer zusammenhängende Distrikte angefärbt.

Schließlich unterbleibt die Anfärbung der Blattspitze mit den Stoffen der letzten, VIII. Gruppe ganz. Es sind dies: Alkaliblau B, Anilinblau, Azoblau, Benzoazurin, Benzopurpurin, Bordeaux BX, Bordeaux R, Congocorinth, Congorot, Cottonblau, Deltapurpurin 5 B, Diaminblau BB, Diaminheliotrop, Diaminreinblau FF, Diaminschwarz BH, Diaminviolett N, Methylblau, Rosazurin, also ausschließlich substantivische Farbstoffe, die allein die beiden direkt an den Schnittrand angrenzenden Zellschichten der Blattbasis tingieren.

Zu dieser Übersicht muß bemerkt werden, daß sich bei den einzelnen Wiederholungen, wie sie des öfteren zu verschiedenen Jahres-

zeiten durchgeführt wurden, zwar im wesentlichen die gleiche Gruppierung ergab, doch auch einzelne Unstimmigkeiten oft wiederkehrten. So erhielt ich z. B. verschiedentlich mit Nilblausulfat und Vesuvin stärkere Anfärbungen, mit dem Nilblau-chlorhydrat dagegen schwächere. Alle diese Farbstoffe sind nun aber sehr stark lipoidlöslich, und man wird die verschiedenen Anfärbungsergebnisse am besten durch die Annahme erklären, daß der Lipoidgehalt in den Blättern von *Helodea* nicht stets der gleiche ist. Bei anderen, weniger stark lipophilen Farbstoffen war das Ergebnis dagegen im allgemeinen recht einheitlich.

Weiter sei ausdrücklich an dieser Stelle nochmals betont, daß ich auch dann völlig entsprechende Anfärbungsbilder erhielt, wenn die *Helodea*-Blättchen nicht direkt an dem Blattgrund vom Sproß abgetrennt wurden, sondern der Schnitt an einer beliebigen Stelle im Blattfeld erfolgte. Desgleichen genügte es, daß ein Blättchen etwas eingeknickt oder sonst verletzt wurde, so daß der Farbstoff dann von dieser Wundstelle aus in das Gewebe hineindiffundierte. Es müßten sich also die Angaben über die Begrenzung der gefärbten Zone richtiger nicht auf bestimmte Entwicklungsstadien der Blattzähne beziehen, sondern auf die Entfernung zwischen der Eintrittsstelle des Farbstoffes in das Gewebe (also der Blattspitze einerseits und dem Schnittrand, bzw. dem Ort einer sonstigen Blattverletzung andererseits) und der von dort am entferntest gelegenen tingierten Zellreihe. Um jedoch den Zusammenhang mit den vorhergehenden plasmolytischen Studien zu erhalten und eine leichtere Definitionsmöglichkeit zu bewahren, soll hier weiter die bisherige Ausdruckweise beibehalten werden. —

Völlig entsprechende Anfärbungsbilder erhielten bereits Endler (1912), Moder (1932), Meindl (1934), Strugger (1935, 1936), Lilienstern (1935), Diehl (1936) und Drawert (1937 b) mit verschiedenen Farbstoffen an nicht ausgewachsenen Blättern von *Helodea densa* und *canadensis* (vgl. aber Lepeschkin, 1930). Doch lauten die Erklärungsversuche dieser Autoren für die Tatsache, daß sich die Streckungszone schwerer tingieren läßt als die Dauerzone, recht verschieden.

Lilienstern kann experimentell nachweisen, daß das Reduktionsvermögen für Methylenblau und Thionin in den sich streckenden Zellen höher liegt als in den Zellen der Dauerzone; daher sollen diese Farbstoffe in der Streckungszone sogleich nach dem Intrameieren in die Leukobase übergeführt werden. Doch kann diese Erklärung nicht für die mit schwerer reduzierbaren Vitalfarbstoffen, wie z. B. mit Neutralrot und Rhodamin B gewonnenen, gleichlautenden Ergebnisse aus-

reichen, worauf Strugger (1935, 1936) hinweist. Dieser wie auch Moder (1932), Meindl (1934) und Marklund (1936) glauben vielmehr an Permeabilitätsunterschiede in den einzelnen Zonen des Blattfeldes. Liegen aber allein vitale Permeabilitätsunterschiede der Protoplasten vor, so müßten diese Farbstoffe die Blätter in meinen Dauerversuchen zumindest am 3. Tage, oder nach dem Fixieren (Diehl, 1936; Drawert, 1937 b) einheitlich tingieren, was jedoch nicht bei allen der Fall ist.

Nach den Untersuchungen von Drawert (1937 a, b) ist der IEP der Zellwand wie des Zellinhaltes weitgehend vom Alter der Zelle abhängig. Auch dieser Befund wurde zur Erklärung der zonal verschieden starken Anfärbung nicht ausgewachsener *Helodea*-Blätter herangezogen, doch vermag auch Drawert (1937 b) seine Ergebnisse an diesem Objekt nicht allein mit dieser Annahme zu erklären. Er weist daher schließlich noch auf die Möglichkeit von Permeabilitätsverschiedenheiten junger und alter Membranen hin, die dadurch verursacht sein sollen, daß die jungen Zellwände nach den Untersuchungen von Hess, Trogus u. Wergin (1936), wie Gundermann, Wergin u. Hess (1937) reicher an wachsartigen Primärsubstanzen sind als die alten Zellwände. Jedoch wurde durch eine neuere Arbeit von Hess, Wergin u. a. (1939) die Bedeutung dieser Wachskomponente in jugendlichen Zellwänden bereits anders beurteilt. Zudem lassen sich mit dieser Annahme allein zwar die Färbungsergebnisse an unverletzten Blättern erklären, nicht aber die an beschädigten. An solchen hatte sich nämlich, wie gesagt, gezeigt, daß der Farbstoff nicht bis zu einem bestimmten Entwicklungsstadium der Zelle vordringt, sondern bis zu einer bestimmten Entfernung von dem Ort der Verletzung.

Einen letzten Erklärungsversuch bringt schließlich Diehl (1936) mit der Vermutung, daß die Zellen in der Streckungszone von einer Kutikula überzogen sind, während diese in der Dauerzone bereits abgestoßen sein soll. In der Tat gelang ihr zumindest der indirekte Nachweis einer mit Wasser nicht benetzbaren Haut an dem basalen Teil des *Helodea*-Blattes. Auch konnte sie zeigen, daß sich die Blättchen nach einer Behandlung mit alkoholischer Natronlauge, also nach der Entfernung der Wachsschicht, völlig gleichmäßig mit Neutralrot durchfärben, daß dagegen die zonale Verschiedenheit der Tingierbarkeit nach Behandlung mit Eau de Javelle bestehen bleibt. — Eine derartige Auffassung der vorliegenden Tatsachen in dieser oder ähnlicher Form scheint mir nun meine Ergebnisse an intakten wie an beschädigten Blättern am besten erklären zu können, also die Annahme, daß die

Farbstoffe (und entsprechend natürlich auch die Plasmolytika) allein von der Blattspitze und durch den Wundrand in das Gewebe einzudringen vermögen, da sie an der gesamten anderen Oberfläche der Blattspreite durch eine für sie impermeable Schicht abfiltriert werden. Ist dagegen an den Wundstellen des Blattes die Kutikula zerrissen, so vermögen die Substanzen auch von hier aus in das Gewebe einzudringen. Diese Diehl sche Auffassung über das Vorhandensein einer „Kutikula im morphologischen Sinne" lehnt Drawert (1937 b) allerdings ab, doch werden wir uns dazu noch an anderer Stelle zu äußern haben.

Zu einer völlig entsprechenden Feststellung kamen nun auch Goebel (1903), Frenzel (1929) und vor allem Czaja (1930) für intakte pflanzliche Haare. Diese Untersuchungen ergaben nämlich, daß hier die Farbstoffe allein von der Haarspitze aus, wo die Kutikula kleine Poren aufweisen soll, in die verdickten Zellwände herabdiffundieren. In die Seitenmembranen dagegen vermögen die Substanzen direkt nicht einzudringen, da sie hier durch den Kutinüberzug abfiltriert werden. Da nun an diesen Objekten hauptsächlich von Czaja ein reiches Beobachtungsmaterial gesammelt wurde, möchte ich mit Hilfe dieser Ergebnisse prüfen, ob für die Diffusion der Farbstoffe im *Helodea*-Blatt die gleichen Gesetzmäßigkeiten bestehen, wie sie für die Pflanzenhaare abgeleitet wurden.

Frenzel (1929) untersuchte leider nur 11 Farbstoffe, die zudem noch ungünstig ausgewählt sind. Er fand, daß die sauren Farbstoffe: Bordeaux R, Berlinerblau, Eosin, Kongorot und Wasserblau im Gegensatz zu den 6 basischen: Chrysoidin, Jodgrün, Malachitgrün, Methylenblau, Methylgrün und Nilblau nicht in das Haar einzudringen vermögen und schloß daraus, daß lediglich lipophile Substanzen die Membranen des Haares tingieren können. Jedoch soll ihre Permeiergeschwindigkeit mit zunehmendem Molekulargewicht abnehmen. Czaja (1930) andererseits faßt seine Untersuchungen an 23 verschiedenen pflanzlichen Haaren mit 70 Farbstoffen S. 447 dahin zusammen, „daß diejenigen Farbstoffe in die Zellwand diffundieren können, welche die engsten Ultrafilter von etwa 260 Minuten bis herunter zu etwa 100 Minuten passieren können, oder entsprechend in 48% Gelatine im Verlauf von 72 Stunden noch merkliche Diffusion zeigen. Farbstoffe, welche von einem 105-Minuten-Filter eben noch zurückgehalten werden, gehen noch in die Zellulosemembran der Haare hinein, allerdings mit erheblichem Widerstand". Danach ist also für die Aufnahme der Farbstoffe in die Membran pflanzlicher Haare allein das Mol-Volumen der Substanzen entscheidend,

hingegen nicht, ob es sich um saure oder basische Farbstoffe handelt. Auch das Mol-Gewicht kann auf die Diffusionsgeschwindigkeit im allgemeinen nicht den Einfluß nehmen, wie es Frenzel vermutet. Denn Biltz machte bereits 1910 darauf aufmerksam, daß z. B. Methylenblau mit seinem Mol-Gewicht von 317,5 und Rose bengale mit einem solchen von 1050 durch künstliche Membranen praktisch gleich schnell diffundieren. Beide besitzen jedoch dieselbe Atomzahl, nämlich 37. Daß aber dieser Größe wiederum nicht die Bedeutung zukommt, wie es Biltz annimmt, ergibt sich daraus, daß viele Farbstoffe in der Lösung polymerisiert vorliegen und daher die Atomzahlen keine Rückschlüsse auf das wirkliche Mol-Volumen zulassen.

Um nun die physikalisch-chemischen Größen der mir zu diesen Untersuchungen vorliegenden 71 Farbstoffe kennen zu lernen, führte ich zunächst mit allen Modellversuche durch. Vor allem bestimmte ich ihr Diffusionsvermögen in 10% Gelatine, um so ein Maß für das Mol-Volumen zu erlangen. Die in Tab. 4 Spalte 7 und 8 gegebenen Zahlen zeigen an, wieviel mm die einzelnen Stoffe in 3 bzw. 7 Tagen in die Gelatine hineindiffundieren. Weiter gibt die Tabelle in Spalte 5 Auskunft über den Charakter der Substanzen, d. h. darüber, ob es sich um saure oder basische Farbstoffe handelt. Spalte 6 enthält die Angaben über die Atomzahlen, Spalte 9—12 über die Lipoidlöslickeit und zwar in reinem Olivenöl (Sp. 9), Olivenöl + 1% Ölsäure (Sp. 10) und Olivenöl + 1% Diamylamin (iso-rein; Schering + Kahlbaum; vgl. zu dieser Reihe Nierenstein, 1919) (Sp. 11) und schließlich in Äther (Sp. 12).

Zu diesen Versuchen schüttelte ich gleiche Volumina des Lipoids und einer 0,01% wäßrigen Farbstofflösung in einem Reagensglas kräftig durch. Nach der klaren Scheidung beider Phasen bestimmte ich sodann, um das Wievielfache die Vergleichslösung mit Wasser verdünnt werden muß, damit sie den gleichen Farbton erlangt, wie die wäßrige Phase im Versuch. Diese Verdünnungsfaktoren sind in Tab. 4 (Sp. 9—12) zusammengestellt. Trat ein Farbumschlag, wie beim Lederbraun von braun zu blau-violett ein, so mußte ich mich mit den Zeichen L und LL begnügen, die geringe bzw. starke Lipoidlöslichkeit bedeuten sollen. Gingen dagegen nur Spuren in die lipoide Phase über, so bezeichnete ich das Löslichkeitsverhältnis mit Sp. Waren nach der Scheidung sowohl die wäßrige wie auch die lipoide Phase ungefärbt, oder hatte die Färbungsintensität der letzteren nicht in dem gleichen Maße zugenommen wie die der wäßrigen abgenommen hatte, so setzte ich den Buchstaben Z.

Weiter bestimmte ich die Oberflächenspannung der 0,1% wäßrigen Lösungen mit Hilfe eines Traubeschen Stalagmometers und setzte sie in Beziehung zu der des Lösungsmittels. Ebenso wurde die Kapillardiffusion der 0,1% Lösungen in feuchtem und trockenem Filterpapier untersucht und bei der letzteren Bestimmung gleichzeitig die Steighöhe des Wassers ermittelt. Diese kann aus dem Grunde bei

Tabelle 4. Übersicht über einige Eigenschaften der für die Diffusionsversuche herangezogenen Farbstoffe.

Gruppe	Farbstoff	Am 1. Tg. Farbst. v. d. Schnittrd. b. Zahnst. eingedrungen	Am 1. Tg. Farbst. v. d. Blattspitze b. Zahnst. eingedrungen	Am 3. Tg. Farbst. v. d. Schnittrd. b. Zahnst. eingedrungen	Am 3. Tg. Farbst. v. d. Blattspitze b. Zahnst. eingedrungen	B = Base, S = Säure	Atomzahl	Geldiffusion in mm in 3 Tg.	Geldiffusion in mm in 7 Tg.	Olivenöl: wäßrig. Farblsg.	Olivenöl + 1% Ölsäure: wäßrig. Farblsg.	Olivenöl + 1% Diamylamin wäßrig. Farblsg.	Äther.: wäßrig. Farblsg.
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
I	Alizaringelb R..	10	0	10	0	S	30	18	27	2	∞	∞	0,5
	Auramin O.....	10	0	10	0	B	43	26	37	1,5	1,5	∞	0
	Chrysoidin krist.	10	0	10	0	B	30	17	27	∞	∞	∞	4
	Malachitgrün Ia.	10	0	10	0	B	51	21	31	1	2	∞	0
	Orange G	10	0	10	0	S	39	21	35	0	0	0	0
	Pikrinsäure.....	10	0	10	0	S	19	35	55	0	1	1	0
	Smaragdgrün ...	10	0	10	0	B	67	17	26	1	9	(∞)	0
II	Methylenblau...	6	9	10	0	B	39	16	26	0,5	0,5	1	Sp
	NaphthylenblauR	6	9	10	0	B	37	7	16	0,5	1	∞	Sp
	Nilblau-sulfat ..	6	8	10	0	B	50	12	23	1	2	∞	1,5
	Vesuvin.....	6	9	10	0	B	57	16	25	∞	∞	∞	4,5
III	Bismarckbraun..	3	10	(10)	(0)	B	30—48	12	18	∞	∞	∞	2
	Cristallviolett...	5	9	(10)	(0)	B	59	12	20	0,5	1	Z	0
	Lederbraun.....	6	9	(10)	(0)	B	46	5	8	LL	LL	∞	0,5
	Neutralrot.....	4	9	(10)	(0)	B	37	18	23	1,5	2	∞	1,5
	Rhodamin B....	6	9	(10)	(0)	B	62	15	27	12,0	15,0	12,0	0
	Thionin pur. ...	5	10	(10)	(0)	B	27	17	29	0,5	0,5	3	0
IV	Aurantia	4	10	5	9	S	40	15	23	2	∞	∞	0,5
	Dahlia	5	9	6	9	B	62	12	18	0,5	1	∞	0
	Fuchsin bas.....	5	9	6	8	B	42	19	27	0,5	0,5	Z	0
	Methylviolett BB	5	9	6	9	B	56	11	17	0,5	1	Z	0
	Rhodamin S....	5	10	5	10	B	49	16	27	0,5	2	8	0
	Rosanilin bas. ..	5	9	6	8	B	43—46	17	26	0,5	0,5	Z	0
	Safranin O	5	10	6	9	B	44—47	16	26	1,0	1,0	2	Sp
	Toluidinblau....	5	10	6	9	B	36	15	25	0,5	0,5	∞	0,5
V	Eosin w. gelbl. .	3	10	3	10	S	37	9	15	0	0	1	0
	Erythrosin	2	10	3	10	S	37	9	14	0	0	1	0
	Fuchsin S.....	3	10	3	10	S	54	9	17	0	0	0	0
	Jodgrün.....	3	10	3	10	B	70	10	17	0,5	0,5	Z	0
	Methyleosin	3	10	3	10	S	40	9	14	0,5	0,5	1	0
	Methylgrün 00 .	2	10	3	10	B	64	12	18	Sp	Sp	Z	0
	Nilblauchlorhyd.	3	10	3	10	B	58	6	12	4,5	5,0	(∞)	0
	Rose bengale ...	3	9	4	9	S	37	5	8	0	0	1	0
	Victoriablau	3	10	3	10	B	72	2	6	2,0	16,0	30,0	0,5

Gruppe	Farbstoff	Am 1. Tg. Farbst. v. d. Schnittrd. b. Zahnst. eingedrungen	Am 1. Tg. Farbst. v. d. Blattspitze b. Zahnst. eingedrungen	Am 3. Tg. Farbst. v. d. Schnittrd. b. Zahnst. eingedrungen	Am 3. Tg. Farbst. v. d. Blattspitze b. Zahnst. eingedrungen	B = Base, S = Säure	Atomzahl	Geldiffusion in mm in 3 Tg.	Geldiffusion in mm in 7 Tg.	Olivenöl: wäßrig. Farblsg.	Olivenöl + 1% Ölsäure: wäßrig. Färbslg.	Olivenöl+1% Diamylamin wäßrig. Farblsg.	Äther: wäßrig. Färblsg.
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
VI	Chrysamin G ...	2	10	2	10	S	54	0	0	2	∞	∞	0
	Diamingoldgelb .	2	10	2	10	S	64	1	5	1,5	3	∞	0
	Janusgrün	2	10	2	10	B	74	1	7	0,25	0,5	(∞)	0
	Nachtblau	2	10	2	10	B	84	0	0	∞	∞	∞	9
	Tuchrot B	2	10	2	10	S	53	1	6	1,5	2,0	(∞)	Sp
	Tuchrot 3 B extra	2	10	2	10	S	60	1	3	2	(∞)	∞	Sp
VII	Azorubin	3—10 Zellschichten direkt am Schnittrand	Nur einzelne Zellen gefärbt	3—10 Zellschichten direkt am Schnittrand	Nur einzelne Zellen gefärbt	S	45	10	16	0	0	0	0
	Biebracher Scharlach					S	51	8	10	0	0	0,5	0
	Cyanin B					S	?	15	23	0,5	0,5	0,5	0
	Echtorange O ...					S	37	13	18	0,5	1,0	3,0	0
	Echtsäureblau R.					S	77	7	11	0	0	0	0
	Echtsäureviolett A 2 R					S	69	8	18	0	0	0	0
	Indigkarmin					S	38	10	17	0	0	0	0
	Lichtgrün FS...					S	87	8	12	0	0	0	0
	Methylorange ..					S	36	16	21	0	0	0	0
	Orseillin BB ...					S	57	13	21	0	0	0	0
	Patentblau V ...					S	64	17	25	0,5	0,5	0,5	0
	Ponceau G					S	88	15	20	0	0	0,5	0
	Säuregrün					S	83	7	18	0	0	0	0
VIII	Alkaliblau B ...	1—2 Zellschichten der Wundzone	Keine Anfärbung	1—2 Zellschichten der Wundzone	Keine Anfärbung	S	76	1	2	0	0	0	0
	Anilinblau					S	64	1	1	0	0	0	0
	Azoblau.....					S	74	1	1	0	0	0	0
	Benzoazurin					S	76	1	2	0	0	0	0
	Benzopurpurin .					S	76	3	6	0	0	0	0
	Bordeaux BX...					S	59	3	7	1	1,5	2,0	Sp
	Bordeaux R					S	45	6	9	0	0	0	0
	Congocorinth ...					S	69	2	2	0	0	0	0
	Congorot					S	70	1	2	0	0	0	0
	Cottonblau					S	74	0	1	Sp	Sp	Z	0
	Deltapurpurin 5 B					S	76	1	1	0,25	0,5	0,5	0
	Diaminblau BB .					S	78	2	4	0	0	0	0
	Diaminheliotrop 0					S	?	1	2	0	0	0	0
	Diaminreinblau FF					S	88	0	0	Sp	Sp	Sp	0
	Diaminschwarz BH.....					S	76	1	2	0	0	0	0
	Diaminviolett N.					S	72	1	2	0	0	0	0
	Methylblau					S	77	1	1	0	0	0	0
	Rosazurin B					S	88	2	7	0	0,5	0,5	0

Tabelle 5. Zusammenfassung der Einzelwerte von Tabelle 4 zu Durchschnittswerten.

Gruppen der Tab. 4	Anzahl d. Farbstoffe			Atomzahl			Geldiffusion 3 Tage			Geldiffusion 7 Tage		
	B[1])	S[2])	Gr[3])	B	S	Gr	B	S	Gr	B	S	Gr
I	4	3	7	48	29	40	20	25	22	30	39	34
II	4	0	4	46	—	46	13	—	13	23	—	23
III	6	0	6	44	—	44	13	—	13	21	—	21
IV	7	1	8	47	40	47	15	15	15	24	23	24
V	4	5	9	66	41	52	8	8	8	13	14	14
VI	2	4	6	79	58	65	1	1	1	4	4	4
VII	0	13	13	—	61	61	—	11	11	—	18	18
VIII	0	18	18	—	73	73	—	2	2	—	3	3

1) B = Base; 2) S = Säure; 3) Gr = Gruppenwert.

einzelnen Farbstoffen besonders gering sein, weil die Farbstoffe z. T. die Poren im Filter verstopfen, so daß das Wasser nicht mehr in dem Maße hindurchgelangen kann, wie es an der Oberfläche verdunstet. Einen entsprechenden Fall beobachtete vor kurzem Strugger (1939 b) im biologischen Milieu, indem er fand, daß das Erythrosin die Membranporen der *Helxine* verstopft, so daß der weitere Wassertransport in den Zellwänden unterbunden wird und die Blätter daher verwelken. — Schließlich bestimmte ich den pH-Wert der Farbstofflösungen wie deren Ausfällbarkeit durch 1,0; 0,5 und 0,1 mol Lösungen von $CaCl_2$, NaCl und Na_2SO_4. Auch machte ich mir eine Aufstellung über die wichtigsten in den Farbstoffmolekülen enthaltenen chemischen Radikale und ordnete sie nach abnehmender Lipophilie zur steigenden Hydrophilie.

Da jedoch diese letzten Angaben die vorliegenden Ergebnisse kaum besser zu erklären vermögen und um die Tabelle nicht zu unübersichtlich zu gestalten, will ich auf die Wiedergabe der gemessenen Werte der Oberflächenspannung, CH, Kapillardiffusion und Ausfällung durch die Salze verzichten, ebenfalls auf die Aufstellung nach den Radikalen.

Prüfen wir nun an Hand der Zahlen aus Tab. 4 und 5, welche physikalischen und chemischen Größen das Vermögen der Farbstoffe, in das Gewebe der *Helodea*-Blätter einzudringen, vor allem bestimmen. Bestehen hier die gleichen Gesetzmäßigkeiten, wie sie für die pflanzlichen Haare gefunden wurden?

Zunächst fällt bei der Verteilung von sauren und basischen Farbstoffen auf die einzelnen Gruppen auf, daß die basischen die Blätter im allgemeinen weitgehender tingieren als die sauren. So finden sich in den beiden letzten Gruppen, deren Substanzen nur sehr wenig oder überhaupt nicht in das Gewebe einzudringen vermögen, ausschließlich Farbsäuren und demgegenüber in den Gruppen II und III allein Farbbasen. Den Ausnahmen zu dieser Regel, die die Theorie von Frenzel bestätigen würden, begegnen wir aber schon in Gruppe I, deren Glieder

gleich am ersten Versuchstage das gesamte Blattfeld gleichmäßig anfärben. Von diesen Stoffen besitzen nämlich nahezu die Hälfte Säurecharakter. Jedoch ist einer von ihnen, das Alizaringelb R, sehr stark lipoidlöslich; damit unterscheidet es sich aber von anderen sauren Farbstoffen sehr wesentlich.

Vergleicht man nun die Angaben über die Geldiffusion, so läßt sich zwar wiederum eine angenäherte Parallele zwischen der Diffusionsgeschwindigkeit in der 10% Gelatine und der im *Helodea*-Blatt ableiten.

Aber auch hier finden sich bereits bei den Durchschnittswerten Abweichungen, zunächst eine geringfügigere in der Gruppe IV, dann aber eine sehr viel wesentlichere in der Gruppe VII. Diese Stoffe sollten, nach der Geldiffusion zu urteilen, in die Gruppe IV und V gehören, also von der Basis des *Helodea*-Blattes zumindest bis zur Höhe des Blattzahnstadiums 3 vordringen, nicht aber nur einige wenige Zellschichten tief. — Bemerkenswert ist es vielleicht, daß sich in der Gruppe VII einige solcher Stoffe finden, die sich auch nach Ruhlands (1912) Untersuchungen nur schwer der Ultrafiltertheorie der Protoplasmapermeabilität einordnen lassen. — Noch größer werden die Unregelmäßigkeiten, wenn wir nicht allein die Durchschnittswerte für die Geldiffusion auswerten, sondern auch die Einzeldaten. Von den Normzahlen weichen da vor allem Naphthylenblau R (II), Lederbraun (III), Victoriablau (V), Chrysamin G (VI) und Nachtblau (VI) ab. Sie dringen alle viel weiter in das Gewebe ein, als man es nach der Diffusionsgeschwindigkeit in Gelatine erwarten sollte. Vergleicht man dann aber die Lipoidlöslichkeit dieser Substanzen, so liegt diese hier bedeutend höher als bei den anderen Farbstoffen der gleichen Gruppe. Auch daß der Mittelwert für die Diffusionsgeschwindigkeit in Gelatine für die IV. Gruppe höher liegt als für die III., steht wahrscheinlich damit im Zusammenhang, daß bei der III. die Lipoidlöslichkeit im allgemeinen höher liegt als in der IV. Gruppe.

Wir erkennen also, daß für die Aufnahme von Farbstoffen in das *Helodea*-Blatt weder die Säure-Basen-Natur, noch das Mol-Volumen allein bestimmend ist, sondern zugleich die Lipoidlöslichkeit einen großen Einfluß nimmt. Vielleicht ist es für den Filtrationswiderstand auch weniger wesentlich, ob ein Farbstoff eine Säuregruppe enthält, als daß er lipophob ist. Doch ist eine klare Entscheidung darüber, wie aus dem jahrelangen Streit zwischen den Verfechtern der Ultrafiltertheorie und der Lipoidtheorie auf das deutlichste hervorgeht, aus dem Grunde so sehr erschwert, weil ja die meisten Farbstoffsäuren im Gegensatz zu den Farbbasen lipoidunlöslich

sind. Allerdings fällt es auf, daß die Mittelwerte für die Diffusionsgeschwindigkeiten in 10% Gelatine für die Farbsäuren wie -basen in fast allen Gruppen nahezu die gleichen Größen haben.

Da, wie die Tabelle weiter zeigt, das Lösungsverhältnis in den Lipoiden allein auch wiederum nicht dazu ausreicht, um die Aufnahme aller untersuchten Substanzen zu erklären, soll an einzelnen Beispielen gezeigt werden, daß die Geldiffusion den Filtrationswiderstand im Gewebe stärker bestimmt als die Lipoidlöslichkeit. Zu solchen Vergleichen dürfen naturgemäß nur chemisch verwandte Substanzen herangezogen werden, d. h. Stoffe aus der gleichen Farbstoffklasse. Ein gutes Beispiel für das Überwiegen der Geldiffusion über die Lipoidlöslichkeit geben die beiden Oxazine Nilblausulfat und Nilblauchlorhydrat. Das erstere ist zwar etwas weniger lipophil, besitzt aber die größere Diffusionsgeschwindigkeit in der 10% Gelatine und gehört daher zur Gruppe II, das Chlorhydrat dagegen in die Gruppe V. Bei beiden Farbstoffen ist übrigens die Oberflächenspannung nahezu gleich. Von den Disazofarbstoffen Vesuvin (II), Bismarckbraun (III), Lederbraun (III), Chrysamin G (VI) und Diamingoldgelb (VI) gehen alle aus der wäßrigen Lösung zumindest in die Olivenöl-Diamylamin-Phase vollständig über. Wieweit diese Stoffe jedoch in das Gewebe vorzudringen vermögen, hängt vom Mol-Volumen ab. Entsprechendes wäre ebenfalls für die Triphenylmethan-Farbstoffe, z. B. Nachtblau und Alkaliblau abzuleiten.

Doch auch Gegenbeispiele lassen sich feststellen: So diffundieren die beiden lipophilen Monoazokörper Alizaringelb R (I) und Chrysoidin (I) in Gelatine viel langsamer als das lipoidunlösliche Orange G (I) und der Nitrofarbstoff Pikrinsäure (I); dennoch färben alle diese vier Farbstoffe das Gewebe gleichmäßig stark an. Entsprechendes gilt auch für die Disazofarbstoffe. Hier sind Chrysamin G (VI) und Diamingoldgelb (VI) stark lipophil; Benzopurpurin (VIII) und Diaminblau BB (VIII) lösen sich aber im Olivenöl und seinen Gemischen nicht. So kommt es, daß die beiden erstgenannten, trotz geringerer Geldiffusion, in das *Helodea*-Blatt weiter einzudringen vermögen als die beiden anderen. In diesem Zusammenhang müssen auch die beiden Xanthenfarbstoffe Rhodamin B und Rhodamin S Erwähnung finden. Ihre Mol-Volumina scheinen nach der Geldiffusion zu urteilen gleich groß zu sein, aber das Rhodamin S ist weniger stark lipoidlöslich als das Rhodamin B und gehört demzufolge in die IV., das andere in die III. Gruppe. Allerdings ist die Oberflächenspannung beider Lösungen nicht völlig gleich.

Doch nicht in einem jeden Fall kann die Farbstoffaufnahme im *Helodea*-Blatt allein durch das Zusammenspiel von Geldiffusion und

Lipoidlöslichkeit erklärt werden. Daß die Oberflächenspannung ebenfalls oft einen Einfluß darauf nimmt, dafür sei zumindest ein Beispiel erwähnt: Bei den Thiazinen Methylenblau und Thionin pur. sind die Größen für die Geldiffusion und Lipoidlöslichkeit nahezu gleich. Trotzdem gehört das Methylenblau auf Grund seiner geringeren Oberflächenspannung zur II., das Thionin aber zur III. Gruppe.

So könnte noch eine größere Reihe weiterer Beispiele für die Bedeutung einzelner physikalischer oder auch chemischer Eigenschaften angeführt werden; doch möchte ich auf eine weitere Aufzählung verzichten, da wohl so bereits zur Genüge gezeigt werden konnte, daß im *Helodea*-Blatt die Farbstoffdiffusion nicht allein von einer Größe abhängig ist. Es scheinen hier aber die Mol-Volumina und die Lösungsverhältnisse in den Lipoiden vor allem entscheidend zu sein. —

Bevor diese Diffusionsversuche mit den Farbstoffen weiter für die vorhergehenden protoplasmatischen Studien ausgewertet werden, muß zunächst die Frage beantwortet werden, inwieweit die Färbungsergebnisse durch prae- oder postmortale Schädigungen der Blätter verfälscht sein können. Im Vorhergehenden wurde ja gesagt, daß die Zellen durch die Farbstofflösungen im Laufe der 3 Tage geschädigt werden und sich im allgemeinen nur am 1. Versuchstage noch plasmolysieren lassen. Aus den Untersuchungen von Pfeffer (1886), Klebs (1919), Dorner (1922) und Brauner (1933) wissen wir aber, daß in vielen Fällen eine Aufnahme von Farbstoffen in das Gewebe erst postmortal möglich ist. Brauner (S. 191) unterscheidet dabei zwei Möglichkeiten: „a) durch Parallelinduktion durch das letale Agens im Protoplasma und in der Wand und b) eine sekundäre Beeinflussung der Wand durch den primär veränderten Protoplasten". Von diesen ist die erste z. B. bei Closterium verwirklicht, indem durch die Abtötungsart die Porenweite vergrößert wird, die zweite wird dagegen bei *Spirogyra* u. a. Objekten dadurch bewirkt, daß aus der Vakuole postmortal Gerbstoffe austreten, die dann die basischen Farbstoffe in den Membranen chemisch binden. Beide Fälle können in meinen Versuchen realisiert sein.

Um nun zu entscheiden, ob die Anfärbungsergebnisse mit den verschiedensten Substanzen auf vitalen oder letalen Faktoren beruhen, tötete ich die Blätter in 70% Alkohol bzw. Formalin ab und wiederholte dann mit den meisten der oben genannten Farbstoffe dieselben Versuche bei diesen so fixierten Blättern noch einmal. Ohne hier die einzelnen Ergebnisse darstellen zu wollen, kann über die Versuche allgemein gesagt werden, daß bei den Substanzen der Gruppen

V—VIII (vgl. Tab. 4) zwar auch ungefärbte Partien in dem mittleren Blattfeld bestehen bleiben, daß diese Streifen aber bedeutend schmaler sind als bei nicht vorher abgetöteten Blättern. Die Anfärbung des *Helodea*-Blattes ist also nach dem Fixieren ganz wesentlich gegenüber den vorhergehenden Versuchen gesteigert. Danach liegt hier aber keine Veranlassung dafür vor, in den vorhergehenden Versuchen mit postmortalen Veränderungen in den Filtrationswiderständen rechnen zu müssen. In dieser Annahme kann man zudem noch dadurch bestärkt werden, daß das Vordringen des Farbstoffes im allgemeinen bereits am 1. Tage nach dem Einlegen der Blättchen in die Farblösungen beendet ist, also zu einer Zeit, da sich die Zellen noch plasmolysieren lassen. —

Die Ergebnisse der Anfärbungsversuche an nicht ausgewachsenen *Helodea*-Bättern mit den verschiedensten Farbstoffen können nun folgendermaßen zusammengefaßt werden: Alle untersuchten Substanzen dringen allein von der Blattspitze und dem durch den Schnitt beschädigten Blattgrund wie durch Wundstellen in das Blatt ein. Wieweit sie hier im Laufe von 3 Tagen vorzudringen vermögen, hängt vor allem von dem Mol-Volumen der Stoffe und ihrer Lipoidlöslichkeit ab. Doch nehmen auch andere physikalische wie chemische Konstanten der Lösungen einen Einfluß auf ihre Diffusionsgeschwindigkeit. Postmortale Schädigungen der Zellen scheinen hingegen die Diffusionswiderstände nicht oder nur unwesentlich zu beeinflussen.

4. Nachweis einer Kutikula.

Daß die Farbstoffe nur von ganz bestimmten Stellen aus in das *Helodea*-Blatt gelangen, würde sich am besten durch die Annahme erklären lassen, daß das gesamte Blatt von einer Kutikula überzogen ist (vgl. S. 351). Diese müßte bei einem unverletzten, an der Sproßachse sitzenden Blatt allein an der Spitze durch feine Poren unterbrochen sein, wie es entsprechend für pflanzliche Haare auch Czaja (1930) u. a. annehmen. Das Vorhandensein einer Kutikula wurde ebenfalls von Diehl (1936) gefordert und zumindest indirekt nachgewiesen. Auch Dorner (1922) will mit Sudanglyzerin usw. an den *Helodea*-Blättern ein Kutinhäutchen nachgewiesen haben. Doch lehnt Drawert (1937 b) in einer neueren Arbeit wieder eine „Kutikula im morphologischen Sinne“ sehr entschieden ab, ohne allerdings triftige Gründe dafür anführen zu können.

Um nun diese Frage, die nicht allein für die Farbstoffversuche, sondern auch für alle zellphysiologischen Untersuchungen am *Helodea*-Blatt von ganz prinzipieller Bedeutung ist, eindeutig zu klären, wiederholte ich zunächst die Kutikularreaktionen, die Dorner (1922) anwendete. In der Tat erkennt man nach einer Behandlung mit Sudanglyzerin am gesamten äußeren Rande des optischen Längsschnittes durch ein *Helodea*-Blatt einen sehr schmalen rötlichen Saum. Doch möchte ich daraus allein noch nicht auf das Vorhandensein einer Kutikula schließen, denn dieser Saum ist so schmal, daß eine Färbung nicht einwandfrei zu erkennen ist. Zudem kann diese auch durch die Farbfehler des Objektivs hervorgerufen sein, falls nicht Apochromate zur Anwendung gelangen. Denn ungefärbte Blätter zeigen bei bestimmter Einstellung des Mikroskopes ebenfalls ein rötliches Band, das die Trichome und den ganzen Blattrand zu überdecken scheint. Das Gleiche gilt auch für die außerdem von Dorner angewendete Chlorzink-Jod-Reaktion.

Zu viel klareren Ergebnissen muß man dagegen gelangen, wenn die Blätter mit 50% Chromsäure behandelt werden. Dann lösen sich nämlich nach den Untersuchungen von Höhnel (1877) alle Membransubstanzen der höheren Pflanzen mit Ausnahme der Kutine und Suberine sehr schnell auf.

Bei diesen Versuchen konnte ich nun beobachten, daß zunächst an der Blattspitze und später in der Streckungs- und meristematischen Zone eine lebhafte Blasenentwicklung einsetzt, die Membranen verquellen und dann aufgelöst werden. Bereits nach 5 Min. etwa ist von den Blattzähnen der Blattspitze allein ein dünnes Häutchen übrig geblieben, das durch die hinfortschwimmenden Bläschen leicht hin und her gebogen und oftmals eingeknickt wird. Abb. 7 A zeigt das Ergebnis einer solchen Chromsäurebehandlung an einem Blattzahn des St. 7—8. Man erkennt, daß es ein formgetreues Abbild des Trichomes gibt, und darf annehmen, daß diese Haut nichts anderes darstellt, als die allein übriggebliebene Kutikula. Wenn es wegen der lebhaften Blasenentwicklung und der damit verbundenen Zerknitterung der zarten Haut auch nicht möglich war, von einem Blatt den gesamten „Fingerhandschuh" der Kutikula zusammenhängend herauszupräparieren, so beobachtete ich doch an verschiedenen Blättern für jedes Entwicklungsstadium der Trichome, selbst für den Spitzenzahn, die Kutikula. Sie überzieht also die ganze Blattfläche. Damit ist aber die Annahme von Diehl (1936) widerlegt, daß die Kutikula allein in der Streckungs- und meristematischen Zone des *Helodea*-Blattes ausgebildet ist, während sie von der Dauerzone bereits abgestreift sei.

Höhnel gibt in der gleichen Arbeit noch eine weitere, sehr interessante Reaktion für die Kutine an: In kalter konz. KOH soll die Kutikula nur sehr wenig quellen und sich schwach gelb färben. Nach dem Erwärmen wird die Gelbfärbung deutlicher und bei weiterem Erhitzen treten sodann aus der Membran kleine Tröpfchen hervor, die im Wasser zerfließen und sich auflösen. Die Wachssubstanzen sind also verseift.

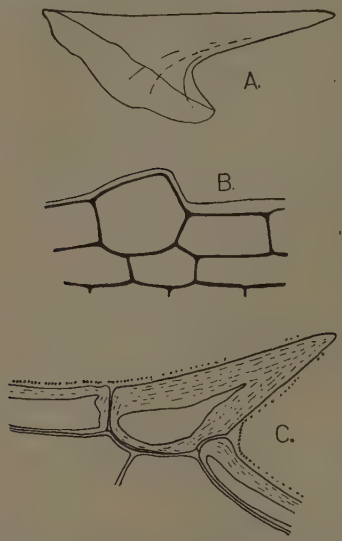


Abb. 7. Nachweis der Kutikula an den Blattzähnen von *Helodea densa* A nach der Behandlung eines Trichomes (St. 7—8) mit 50% Cr_2O_3 (Vergr. 187 fach), B nach Behandlung eines Trichomes (St. 3) mit kalter 10% KOH (Vergr. 217 fach), C nach Erhitzen eines Blattzahnes (St. 8) mit konz. KOH (Vergr. 217 fach).

Entsprechende Versuche zeigten nun, daß sich in kalter konz. KOH ein Häutchen von den Trichomen und den Blattrandzellen abhebt (vgl. auch Abb. 7 B) und schwach gelb färbt. Beim Erwärmen wird die Färbung viel kräftiger und schließlich löst sich beim stärkeren Erhitzen die Haut auf und es bilden sich an deren Stelle viele kleine Tröpfchen aus, die besonders an den Blattrandzellen, aber auch am Trichom deutlich zu beobachten sind (Abb. 7 C). Gleichzeitig werden jetzt die einzelnen Membranlamellen in den Blattzähnen sichtbar, die vorher an den nicht vorbehandelten Blättern von der untersuchten Länge (6—8 mm) ja nicht erkannt werden konnten (S. 8). Doch soll hier auf die Quellungserscheinungen der Membran in konz. KOH nicht näher eingegangen werden. Vielleicht wird an anderer Stelle darüber berichtet.

Doch nicht allein in konz. KOH trennt sich die Kutikula von den Zelluloseschichten ab, sondern bereits in kalter 10% KOH. Der Erfolg ist dann allerdings besser an jungen Blattzähnen zu erkennen als an den älteren (Abb. 7 B). Da sich mikrochemische Reaktionen an der isolierten Haut leichter nach dieser Vorbehandlung durchführen lassen, verwendete ich für die weiteren Versuche ausschließlich 10% KOH, die ich 4—12 Std. auf die Blätter einwirken ließ. Wird nun die Lauge vorsichtig durch Sudanglyzerin ersetzt, so färbt sich die Haut rot an. Besonders deutlich ist die Färbung dann zu erkennen, wenn die „Fingerhandschuhe" etwas zusammengefaltet sind und so mehrere Schichten

übereinander liegen. Mit Jod-Jodkalium färbt sich das Häutchen nicht an, wohl aber mit Chlorzinkjod gelb. — Mit diesen Ergebnissen ist nun wohl der einwandfreie Nachweis erbracht, daß die gesamte Oberfläche der *Helodea*-Blätter von einer auch im „morphologischen Sinne" (Drawert, 1937 b) aufzufassenden Kutikula überzogen ist.

Damit sind aber alle Vitalfärbungsversuche am *Helodea*-Blatt in einem anderen Sinne aufzufassen und zu erklären. Bereits in seiner klassischen Untersuchung über die „Aufnahme von Anilinfarben in lebende Zellen" macht Pfeffer (1886, S. 202) auf die erschwerte Aufnahme von Methylenblau durch die Stengel von *Helodea* aufmerksam und bemerkt dazu folgendes: „Es ist also selbst an den nicht in hervorragender Weise der Stoffaufnahme angepaßten submersen Organen der Wasserpflanzen die Aufnahmefähigkeit für Methylenblau in einer Weise eingeschränkt, die nicht allein von der Dicke der Zellwandungen abhängen kann, sondern durch die Qualität dieser Zellwände bedingt sein muß, . . .". Auch Brooks (1917) und Dietrich (1929) weisen z. B. auf die Impermeabilität der kutinisierten Zellen der Zwiebelschuppen für Elektrolytionen und für Farbstoffe hin. Erst nach einer Verletzung der Kutikula vermögen diese Stoffe in die Zellen einzudringen. Es wird in diesen Arbeiten auch ausdrücklich betont, daß bei Permeabilitätsuntersuchungen an Protoplasten die Diffusionswiderstände der Membranen berücksichtigt werden müssen. Vgl. dazu auch: Goebel, 1903 (Drüsenhaare); Rippel, 1918; Tupper-Carey, Priestley, 1923; Czaja, 1924 (*Utricularia*-Blase); Gurewitsch, 1929 (Hülle des Weizenkornes); Frenzel, 1929 (pflanzliche Haare); Dietrich, 1929 (pflanzliche Haare); Czaja, 1930 (pflanzliche Haare); Förster 1933 (*Rhizoclonium*); Kressin, 1935 (Moosblätter).

Nun kann die Kutikula der *Helodea*-Blätter kein völlig lückenloses System darstellen, denn auch in die unverletzten Blätter vermögen einige lipoidunlösliche Stoffe von der Blattspitze aus in die Zellen einzudringen. Es muß also für das *Helodea*-Blatt genau wie für die pflanzlichen Haare angenommen werden, daß die Kutikula von feinen Poren unterbrochen ist, die Durchlaßpforten für die Farbstoffe darstellen.

Solche Poren konnten Haberlandt (vgl. 1920, S. 469) und Fenner (1904) in der Kutikula der Sekretionsscheiben an den Tentakeln von *Drosophyllum* z. B. dadurch sichtbar machen, daß sie eine Chlorzinkjod-Lösung auf die Tentakeln einwirken ließen. Dann färben sich zuerst die direkt unter den Poren gelegenen Zelluloseschichten blau. Entsprechende Versuche führte ich nun an *Helodea*-Blättern durch. Es gelang aber nicht, in dieser Weise an den Trichomen und

am Blattrand Durchlaßstellen der Kutikula nachzuweisen. Die Färbung setzt im allgemeinen in dem oberen Blattfeld ein (vgl. S. 349: Charakteristik der Farbstoffe aus Gruppe VII) und die Poren sind daher bei der Aufsicht nicht festzustellen.

Einen ganz andersartigen Porennachweis führte kürzlich Strugger (1939 b) in die botanische Mikrotechnik ein. Er fand, daß das in die Blätter der *Helxine* zunächst durch die Gefäße aufgenommene Berberinsulfat an bestimmten Stellen der Kutikularleisten besonders stark angereichert wird. Ließ er nun von außen her eine Sangkraft (0,9 mol Traubenzuckergelatine mit einem Zusatz von 0,1 mol Rhodankalium) auf die Blätter einwirken, so bilden sich an der Oberfläche der Epidermis Kristalle des stark fluoreszierenden Berberinrhodanids heraus. Es müssen also in den Kutikularleisten Membranporen bestehen, deren Durchmesser größer ist als der der Berberinsulfatmoleküle.

Entprechende Versuche führte ich nun auch an meinem Objekt durch. Dazu legte ich ganze Sproßknospen in eine Berberinsulfatlösung (1:100) und überführte einzelne abpräparierte Blättchen nach mehrmaligem Abspülen in eine hypertonische Kaliumrhodanidlösung. Im Fluoreszenzmikroskop erkennt man alsbald die helleuchtenden Kristallausscheidungen, die z. T. in den Zellen liegen, während andere den äußeren Membranen anhaften. Trotz eingehenden Studiums ist es mir aber nicht gelungen, eine für alle Blätter gleichartige Verteilung der Kristalle auf den Membranen festzustellen. Vor allem konnte ich aber keinen Zusammenhang mit den in den vorgehenden Färbungsversuchen in der Spitzenzone aufgefundenen Membranporen finden. Daher möchte ich annehmen, daß in meinen Versuchen die Ausbildung der Berberinrhodankristalle auf den äußeren Membranen darauf beruht, daß hier der Farbstoff trotz mehrmaligem Abspülen an einzelnen Stellen noch anhaftete.

In dieser Vermutung konnte ich durch folgenden Versuch noch bestärkt werden: Trägt man dafür Sorge, daß der Farbstoff die untersuchten Blätter von außen nicht benetzt und läßt ihn allein mit dem Transpirationsstrom aufsteigen, so finden sich nach dem Plasmolysieren keine Berberinrhodankristalle auf den Blättern. Es ist also auch mit Hilfe dieser Methode nicht möglich, Membranporen, die nach den vorhergehenden Versuchen offenbar in den Spitzen der *Helodea*-Blätter vorhanden sind, direkt nachzuweisen.

Besprechung der Ergebnisse.

Die letzten Versuche hatten also gezeigt, daß die gleichmäßige Tingierung der Zellen mit den meisten Farbstoffen bei *Helodea* dadurch

verhindert wird, daß ihre Blätter von einer Kutikula überzogen sind, die allein an der Blattspitze von feinen Poren durchbrochen ist. Das Gleiche gilt dann natürlich auch für die in den vorhergehenden plasmolytischen Studien verwendeten organischen und anorganischen Stoffe. Denn auch sie vermögen, soweit sie nicht sehr stark lipoidlöslich sind, die Kutikula nicht zu durchdringen. Dies gilt vor allem für die Elektrolyte, wie Dietrich (1929) es z. B. an der Zwiebelschuppe zeigte. Wie die Farbstoffe diffundieren also auch die Plasmolytika allein durch die Poren an der Blattspitze und durch den Wundrand an der Blattbasis in das Gewebe hinein. Damit wird es aber unmöglich, daß diese osmotisch wirksamen Lösungen zu allen Zellen im Blattfeld gleichzeitig gelangen. —

Diese Feststellung erklärt nun zunächst die Beobachtungen über den Plasmolyseort. Wir sahen, daß sich bei der Plasmolyse das Zytoplasma zuerst von den Grundmembranen der Trichome abhebt. Die Lage der negativen Plasmolyseorte könnte demnach in einem entwicklungsphysiologischen Zusammenhang mit dem Wachstum der Membranen stehen. Ist nun aber das *Helodea*-Blatt von einer Kutikula überzogen und kann daher das Plasmolytikum nach dem Eindringen in das Blattfeld allein von dort aus zu den Trichomen diffundieren, so ergibt sich hier eine „einseitige Plasmolyse" und der Protoplast muß sich sodann zuerst von der Membran ablösen, durch die das Plasmolytikum zu der Zelle gelangt (Brilliant, 1927; Kressin, 1935), d. h. von der Grundmembran. Weiter muß hier berücksichtigt werden, daß, nach der PlF zu urteilen, die Viskosität des Zytoplasmas an der Blattzahnspitze höher ist als an der Basis des Trichoms. Aus den Untersuchungen über den Plasmolyseort können demnach bei diesem Objekt keinerlei Rückschlüsse auf lokale Viskositätssteigerungen oder stärkere Durchwachsungen der Membranen mit Protoplasmafäden gezogen werden. —

Zu den Schwierigkeiten, die sich aus dem Vorhandensein einer Kutikula ergeben, kommt nun noch, daß die Filtrationswiderstände für die gelösten Substanzen vor allem in den entwicklungsphysiologisch jungen Zellen recht erheblich sind (vgl. Drawert, 1937 b, Borriss 1938). Es kann somit die Zeitdifferenz zwischen den Augenblicken, in denen die Plasmolytika die Zellen der Blattspitze bzw. der Blattbasis und die des mittleren Blattfeldes erreichen, nicht so gering sein, um sie bei Messungen der Plasmolyse- und Deplasmolysezeit vernachlässigen zu dürfen. Nun ist es aber kaum möglich, die Diffusionsgeschwindigkeit der Plasmolytika im pflanzlichen Gewebe so genau zu bestimmen, um sie nachher bei der Auswertung der Ergebnisse berücksichtigen zu können. Damit entfällt also eine sehr wesentliche Voraussetzung für solche

plasmolytische Untersuchungen, in denen diese Größe einen Einfluß auf die Resultate nimmt, z. B. für die Bestimmung der Permeabilität und PlZ.

Vor der Darstellung der Ergebnisse der plasmolytischen Studien wurde nun ausführlich auf die Fehlerquellen der üblichen Methoden hingewiesen, die vor allem bei entwicklungsphysiologischen Untersuchungen von größter Bedeutung sein müssen. Dabei wurde hauptsächlich auf die protoplasmatisch begründeten Nebenfaktoren aufmerksam gemacht, da sie für viele Objekte von größerer Wichtigkeit zu sein scheinen als die „äußeren" Faktoren. Stellt es sich nun aber heraus, daß auf Grund verschiedener Porenweite und Permeabilität der Membranen oder, wie bei *Helodea*, infolge des Vorhandenseins einer Kutikula die Plasmolytika nicht gleichschnell zu den zellphysiologisch zu vergleichenden Zellen gelangen, so ist es völlig unmöglich, quantitative Unterschiede für die Permeabilität und Viskosität der Protoplasten zu ermitteln. Mit Hilfe solcher Methoden können dann höchstens noch qualitative Verschiedenheiten erschlossen werden, wenn sich nämlich der Nachweis erbringen läßt, daß für die Bestimmung der Plasmaviskosität z. B. alle die PlZ steigernden Nebenfaktoren wertmäßig niedriger liegen als in den zu vergleichenden Zellen, die PlZ dort aber trotzdem länger dauert als in den anderen Zellen. Dann allerdings wird der Schluß noch erlaubt sein, daß in dem einen Gewebe das Protoplasma viskoser ist als in dem anderen.

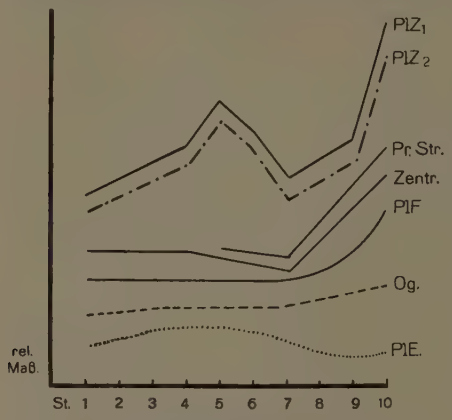


Abb. 8. Halbschematische Darstellung einiger wichtigerer experimenteller Ergebnisse. Änderung des Viskositätsgrades des Zytoplasmas zu urteilen nach 1. der Plasmolyse-Zeit-Methode (PlZ_1), 2. der Plasmolyse-Form-Methode (PlF), 3. der Zentrifugier-Methode (Zentr.), 4. der Strömungsgeschwindigkeit des Zytoplasmas (Pr. Str.). — Og = Osmotischer Wert, PlE = Plasmolyseeintrittsgeschwindigkeit, entsprechend auch den Kurven für die Deplasmolysezeiten in Wasser, Harnstoff und Glyzerin. PlZ_2 = Plasmolyse-Zeit in 0,25 mol $CaCl_2$ nach vorangegangener Plasmolyse in einer gleichkonzentrierten Traubenzuckerlösung und Deplasmolyse in Leitungswasser.

Legen wir uns nun die Frage vor, ob und in welcher Weise sich die Protoplasmaviskosität der Trichome im Laufe ihrer Entwicklung tatsächlich ändert. Dazu gehen wir am besten von den Darstellungen in Abb. 8 aus, in der die Hauptergebnisse halbschematisch zusammen-

gestellt sind. Es ergibt sich danach, daß die verschiedenen Versuche übereinstimmend darauf schließen lassen, daß nicht allein der Viskositäts-, sondern zugleich der Hydratationsgrad des Zytoplasmas von St. 7 bis St. 10 stufenweise ansteigt. Allein aus diesen gleichartigen Ergebnissen sowohl plasmolytischer wie auch anderer Methoden ist diese Folgerung wohl berechtigt, denn sehr verschiedene Faktoren sind für die einzelnen Bestimmungsweisen wichtig. Doch sollen hier die einzelnen Größen, die die PlZ bestimmen, kurz daraufhin analysiert werden, in welchem Sinne sie diese beeinflussen:

Das Volumen der Trichome und damit die Oberfläche ihrer semipermeablen Grenzschicht nimmt vom St. 7 zum St. 10 zu, dadurch müßte die Abrundung der Protoplasten während der Plasmolyse erleichtert, d. h. die PlZ verkürzt werden. Auch die Permeabilitätsunterschiede scheinen so gelagert zu sein, daß sie eine kürzere PlZ bewirken. Hechtsche Fäden konnten in den älteren Zellen nicht in größerer Anzahl aufgefunden werden als in den jüngeren. Vor allem gelangen aber die Plasmolytika zu den Blattzähnen des St. 10 schneller als zu denen des St. 7. Alle diese Faktoren müssen also auf eine niedere PlZ im St. 10 als im St. 7 einwirken. Allein der osmotische Wert, der in den älteren Zellen höher liegt als in den jüngeren, wird die PlZ in den Trichomen des St. 10 etwas verlängern. Doch sind diese Unterschiede so gering, daß sie nicht die in der PlF und PlZ aufgefundenen zu erklären vermögen. Auch können die plasmolytischen Eingriffe die Ergebnisse dieser Bestimmungsmethoden nicht sehr stark verfälscht haben, da die Zentrifugiermethode und die Bestimmung der Protoplasmaströmungsgeschwindigkeit mit ihren ganz andersartigen Fehlerquellen gleiche Resultate erbrachten. Es darf also mit Recht angenommen werden, daß die Plasmaviskosität und damit der Hydratationsgrad der Plasmakolloide vom St. 7 zum St. 10 ansteigt. —

Viel schwieriger sind nun die Viskositätsveränderungen während der Trichomentwicklung von der 4. zur 7. Stufe zu erklären. (Die St. 1—3 sollten ja unberücksichtigt bleiben, da hier kolloidchemisch ganz andere Verhältnisse vorliegen, s. S. 331). Die PlF-Methode wies auf einen gleichhohen Viskositätsgrad der Plasmakolloide in diesen vier Entwicklungsstufen hin, die Zentrifugiermethode und die Messung der Protoplasmaströmungsgeschwindigkeit dagegen auf eine gleichhohe Viskosität allein in den St. 4 und 5, die von dort zu den älteren Blattzähnen abnimmt. Die PlZ-Methode ergab schließlich ein ausgesprochenes Maximum für das St. 5. Mit Hilfe der vier Untersuchungsmethoden gelangen wir also zu mindestens drei verschiedenen Ergebnissen.

Die Zentrifugiermethode wurde hier so zur Anwendnng gebracht, daß zumindest die Fehlerquellen, die sich aus der Verschiedenheit der spez. Gewichte der verlagerten Körper ergeben können, ausgeschaltet sein dürften. Ob dagegen die Dichte des Substrates, also des Zytoplasmas, während der Zelldifferenzierung unverändert bleibt, läßt sich nicht beweisen, erscheint jedoch zweifelhaft. — Die aus der Protoplasmaströmungsgeschwindigkeit erschlossenen Ergebnisse näher zu analysieren, ist nicht möglich, da uns bisher der Mechanismus dieser Bewegungserscheinung noch unbekannt ist. — Die PlF-Methode ist zwar in der hier angewendeten Weise von weniger Nebenfaktoren abhängig als die PlZ-Methode, spricht aber nicht auf so geringfügige Viskositätsunterschiede an. —

Für die mit Hilfe der PlZ-Metode gewonnenen Ergebnisse ist es nun zunächst wichtig, daß der osmotische Wert der hier zu vergleichenden Zellen praktisch konstant ist. Dasselbe gilt für die elastische Dehnung der Membranen wie für die Adhäsion des Protoplasmas an den Zellwandungen. Doch das Zellvolumen vergrößert sich und somit kann das Plasmolytikum das osmotische Gleichgewicht mit dem Zellsaft schneller herstellen; die PlZ müßte also vom St. 4 zu 7 stufenweise geringer werden. In dem gleichen Sinne sollte die Verringerung in der Dicke des Protoplasmaschlauches wirken. Um den Fragenkomplex nicht noch unübersichtlicher zu gestalten, soll hier entsprechend den Untersuchungen von Strugger (1935, 1936) z. B. die nicht bewiesene Annahme gemacht werden, daß die Protoplasmapermeabilität wie -intrabilität in den hier zu vergleichenden Zellen unverändert bleiben. — Alle bisher genannten Größen können also die Verringerung des Viskositätsgrades vom St. 5 zum St. 7 erläutern, nicht aber den vom St. 5 zum St. 4.

Im Vorhergehenden wurde nun angenommen, daß der Anstieg der PlZ vom St. 3 zum St. 5 durch die Filtrationswiderstände im Gewebe zu erklären sei. Dazu hatten die Anfärbungsversuche in der Tat gezeigt, daß die wenigsten Farbstoffe in kürzerer Zeit das *Helodea*-Blatt gleichmäßig tingieren können. Weiter zeigten diese Versuche aber, daß es nicht die Zone des Blattfeldes, die nach außen von Trichomen des Entwicklungsstadiums 5 umgrenzt werden, ist, die zuletzt angefärbt wird, sondern die mit Blattzähnen des St. 7. Dementsprechend müssen wir also annehmen, daß auch die Plasmolytika das Entwicklungsstadium 5 früher erreichen als das St. 7. Somit kann also der Filtrationswiderstand im Gewebe den Anstieg der PlZ vom St. 3 zum St. 5 vielleicht erklären, aber nichts weiter.

Wir sehen, daß sich für die Trichomstadien 4—7 mehrere Faktoren so unübersichtlich überkreuzen, daß es nicht möglich ist, genaue Aussagen über die Viskositätsänderungen in diesen Entwicklungsstufen zu machen. Für die noch wahrscheinlichste, allerdings unbewiesene Annahme halte ich jedoch, daß für das vorliegende Objekt die Zentrifugiermethode und die Messungen der Protoplasmaströmungsgeschwindigkeit die richtigsten Aussagen über die Viskositätsänderungen während der Blattzahnentwicklung von St. 4 bis St. 7 machen, daß die PlF-Methode dagegen zu wenig empfindlich ist, um das Minimum im Hydratationsgrad für das St. 7 aufzuweisen, und daß schließlich das Max. der PlZ vor allem durch die Filtrationswiderstände für die Plasmolytika verursacht wird. — Um wieviel geringer die Viskosität im St. 7 gegenüber der des St. 4 und 5 ist, darüber lassen sich keine Aussagen machen. Nach der PlF zu urteilen, kann der Unterschied nur sehr gering sein.

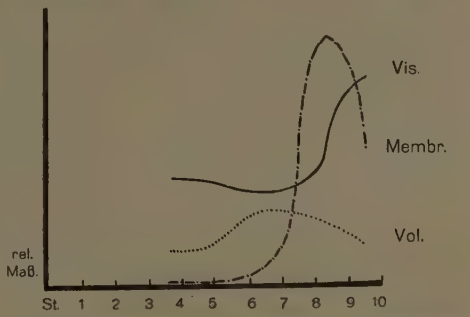


Abb. 9. Zusammenhang zwischen den Änderungen im Viskositätsgrad des Plasmas und den Wachstumsgrößen. Vol. = Volumenvergrößerung der Zelle. Membr. = Zuwachs in der Menge der Membransubstanzen. Vis. = wahrscheinliche Veränderung im Viskositätsgrad des Plasmas.

In Abb. 9 ist nun in einem Kurvenbild dargestellt, welchen Schwankungen die Plasmaviskosität in den Trichomen von *Helodea densa* während deren Differenzierung wahrscheinlich unterworfen ist[1]). Stellen wir nun diese Änderungen im Hydratationsgrad dem Zuwachs für die einzelnen Entwicklungsstadien im Zellvolumen und an der Membransubstanzmenge (beide Größen wurden aus dem optischen Querschnitt, also nicht für die körperlichen Trichome errechnet) gegenüber. Es muß danach festgestellt werden, daß hier kein Zusammenhang zwischen dem Hydratationsgrad im Zytoplasma und dem Streckungswachstum besteht. Dies äußerte für das gleiche Objekt bereits Borriss (1938), doch zeichnete er sowohl die Kurve für die Viskositätsschwankungen wie die der Volumenvergrößerung

1) Es sei hier aber darauf hingewiesen, daß nach dieser Auffassung kein Gleichgewicht zwischen dem Quellungsgrad des Zytoplasmas und dem des Zellkerns (vgl. S. 317) in den Blattzähnen von *Helodea* bestehen kann, wie es Keßler und Ruhland (1938) bei frostresistenten Pflanzen finden.

anders; sein *Helodea*-Material muß sich also physiologisch sehr stark von dem meinen unterscheiden.

Ein Zusammenhang zwischen dem Hydratationsgrad des Plasmas und der Produktionsgeschwindigkeit von Membransubstanzen ist höchstens in der Weise zu erkennen, daß dem Anstieg der Geschwindigkeit für die Zellwandsubstanzbildung die Steigerung in der Viskosität zeitlich vorausgeht. Doch handelt es sich bei dem vorliegenden Objekt vor allem um ein Appositionswachstum (vgl. die Kurven in Abb. 9 für die Geschwindigkeiten der Membransubstanzenbildung und der Volumenvergrößerung). Aber gerade für das Appositionswachstum wurde am *Helianthus*-Hypokotyl gezeigt, daß dieses ohne jegliche Änderung im Hydratationsgrad des Zytoplasmas erfolgt (Ruge, 1937 a, 1938). Ebenso wie von den verschiedensten Seiten ein allgemeiner Zusammenhang zwischen Viskositätssteigerung und Streckungswachstum abgelehnt wurde (Bonner, 1934; Ruge, 1937 a, b; Otte, 1937; Borriss, 1938 u. a.), muß von vornherein auch ein solcher zwischen dem Hydratationsgrad und der Produktionsgeschwindigkeit für die Membransubstanzen beurteilt werden. —

Somit sind die Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung bis auf eines als negativ anzusprechen. Tatsächlich nachgewiesen werden konnte ja allein die Kutikula. Zu dieser Feststellung hätte es jedoch genügen mögen, ausschließlich die Kutikular-Reaktionen zu beschreiben. — Doch sollte an diesem auf Grund seiner morphologischen Einfachheit für zellphysiologische Untersuchungen von jeher so beliebten Objekt gezeigt werden, wie schwer es hier ist, eine protoplasmatische Verschiedenheit in den einzelnen Blattbezirken einwandfrei nachzuweisen, da die Plasmolytika zu den verschiedenen Zellgruppen durchaus nicht gleichzeitig gelangen und manche in der Zellphysiologie sonst mit gutem Erfolg angewendeten Farbstoffe bestimmte Distrikte vital überhaupt nicht anzufärben vermögen. So sollten diese Ausführungen nochmals ausführlich auf solche meist unbeachtet gebliebenen Schwierigkeiten hinweisen, damit bei weiteren Arbeiten der „protoplasmatischen Anatomie“ Plasmolysebilder und sonstige protoplasmatische Effekte nicht übereilig ausgewertet werden. Gewiß wäre es richtiger gewesen, zunächst durch einige planmäßige Untersuchungen zu erweisen, daß die scheinbar morphologisch wie anatomisch so einfach aufgebauten *Helodea*-Blätter nun auch tatsächlich so günstige Objekte darstellen und dann erst auf Resistenzverschiedenheiten der Zellgruppen für Tellursalze usw. zu prüfen.

Wenn aus diesen Gründen auch manche in der Literatur für das *Helodea*-Blatt beschriebene protoplasmatiche Gradienten in anderer Weise zu erklären sein mögen, so soll aus diesen Erörterungen wiederum

nicht gefolgert werden, daß hier keine protoplasmatischen Verschiedenheiten vorliegen. Das *Helodea*-Blatt stellt m. E. eben ein so ungünstiges zellphysiologisches Objekt dar, daß es weder möglich ist, den Nachweis für die Richtigkeit einer Theorie zu erbringen, noch eine andere einwandfrei zu widerlegen. Darum soll an dieser Stelle auch nicht weiter auf die verschiedenen Literaturangaben über protoplasmatische Gradienten im *Helodea*-Blatt eingegangen werden.

Mit dieser Kritik soll nun ebenfalls nicht die „protoplasmatische Anatomie" im ganzen abgelehnt werden. Bestimmt verdanken wir den Untersuchungen von Weber und seiner Schule u. a. viele neue Erkenntnisse, die sich z. T. bereits sehr günstig auf neuere physiologische Untersuchungen ausgewirkt haben. Auch scheinen sich, wie es Strugger (1938) und Frey-Wyßling (1938) bereits andeuten, in den plasmolytischen Methoden geeignete Wege zu eröffnen, um den submikroskopischen Aufbau der Protoplasten zu erschließen. Doch müssen für diese äußerst wichtigen Untersuchungen andere Objekte herangezogen werden als das *Helodea*-Blatt.

Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse.

Es werden die Literaturangaben über Zusammenhänge zwischen den Änderungen im Viskositätsgrad des Zytoplasmas wie dem Auftreten von Plasmolyseorten mit der Volumenvergrößerung der Zelle und dem Wachstum der Membranen besprochen.

Die wichtigsten in der Zellphysiologie angewendeten Methoden zur Bestimmung der Plasmaviskosität werden auf ihre Fehlerquellen hin untersucht.

Der positive Plasmolyseort findet sich in allen Blattzahnentwicklungsstadien von *Helodea densa* an der Grundmembran des Trichoms, der negative an der Blattzahnspitze, bzw. dessen Spitzenmembranen. Diese Erscheinung muß vor allem durch eine „einseitige Plasmolyse" erklärt werden.

Die Ergebnisse der Untersuchungen über die Änderungen im Viskositätsgrad der Plasmakolloide nach der Plasmolyse-Zeit- und -Form-Methode wie nach der Bestimmung der Verlagerungsfähigkeit von Plasmaeinschlüssen nach dem Zentrifugieren und der Strömungsgeschwindigkeit des Protoplasmas lauten für ältere Entwicklungsstadien der Blattzähne gleich. Sie unterscheiden sich aber sehr für die jüngeren Trichome.

Für das vorliegende Objekt scheinen die Zentrifugiermethode wie die Messung der Protoplasma-Strömungsgeschwindigkeit die den tat-

sächlichen Verhältnissen am besten entsprechenden Resultate über die Änderungen der Zytoplasmaviskosität zu ergeben, dagegen ist hier die PlF-Methode zu wenig empfindlich, um auf geringfügigere Änderungen anzusprechen. Die Ergebnisse der PlZ-Methode — und völlig entsprechendes gilt auch für alle Permeabilitätsuntersuchungen — werden andererseits durch die Diffusionswiderstände für die Plasmolytika im Gewebe sehr stark beeinflußt.

Dazu kann nachgewiesen werden, daß von über 70 Farbstoffen allein sieben die ganze Blattfläche innerhalb von 24 Stunden gleichmäßig zu tingieren vermögen, während bei den allermeisten anderen auch nach 3tägigem Verweilen der Blätter in den Farstofflösungen noch größere Bezirke der mittleren Blattfläche ungefärbt bleiben. Die Diffusionsgeschwindigkeit der Farbstoffe hängt hier nicht allein von ihrem Dispersitätsgrad ab, sondern zugleich von der Lipoidlöslichkeit.

Eine allerdings sehr dünne Kutikula läßt sich einwandfrei am *Helodea*-Blatt nachweisen. Sie überzieht das gesamte Blatt und weist allein an der Blattspitze einige feine Poren auf. Die Farbstoffe und Plasmolytika vermögen also ausschließlich durch diese Poren und die durch den Schnitt beschädigte Blattbasis zu den Zellen der Blattfläche zu gelangen.

Aus diesen Befunden ergibt sich, daß die *Helodea*-Blätter wie auch ihre Trichome für zell- und entwicklungsphysiologische Untersuchungen sehr ungeeignete Objekte darstellen.

Literaturverzeichnis.

Aldaba, V. C., The structure and development of the cell wall in plants. I. Bast fibres of Boemehria and Linum. Americ. Jour. Bot. **14,** 16 (1927). — Berisch, R., Zur Kenntnis der Endodermiszelle. Ber. D. Bot. Ges. **44,** 162 (1926). — Biltz, W., Über die Dialysierbarkeit der Farbstoffe. Van Bemmelen Gedenkboek. S. 108 (1910). — Biltz, W., u. Vegesack, A. v., Über den osmotischen Druck der Kolloide. II. Mittl. Der osmotische Druck einiger Farbstofflösungen. Zschr. f. physik. Chemie **73,** 481 (1910). — Bogen, H. J., Über die Ursachen der Unterschiede in der „spezifischen" Harnstoffpermeabilität. Planta **27,** 611 (1937). — Ders., Untersuchungen zu den „spezifischen Permeabilitätsreihen" Höflers. II. Harnstoff und Glycerin. Planta **28,** 535 (1938). — Bonner, J., The relation of hydrogen ions of the growth rate of the Avena coleoptile. Protopl. **21,** 406 (1934). — Borriss, H., Beiträge zur Wachstums- und Entwicklungsphysiologie der Fruchtkörper von *Coprinus lagopus.* Planta **22,** 28 (1934). — Ders., Plasmolyseform und Streckungswachstum. Jahrb. wiss. Bot. **86,** 783 (1938). — Brauner, L., Zur Frage der postmortalen Farbstoffaufnahme von Pflanzenzellwänden. Flora **127,** 190 (1933). — Brenner, W., Über die Wirkung von Neutralsalzen auf die Säureresistenz, Permeabilität und Lebensdauer der Protoplasten. Ber. D. Bot. Ges. **38,** 277 (1920). — Brilliant, B., Les formes de la plasmolyse produites par des solutions concentrées de sucres et de sels dans les cellules de *Mnium* et de *Catharinea.* Compt. Rend. Acad. Sci. de l'URSS. 1927, S. 155. — Brooks, S. C., Permeability of cell walls of *Allium.* Bot. Gazette **64,** 509 (1917). — Cholnoky, B. v., Untersuchungen über den Plasmolyseort der Algenzellen. Die Plasmolyse der

Gattung *Oedogonium*. Protopl. **12,** 510 (1931). — Cholodny, N., Über Protoplasmaveränderungen bei Plasmolyse. Biochem. Zschr. **147,** 22 (1924). — Cholodny, N., u. Sankewitsch, E., Plasmolyseform und Ionenwirkung. Protopl. **20,** 57 (1934). — Colla, S., Untersuchungen über Plasma und Plasmaströmung bei *Characeen*. II. Die Wirkung verschiedener Salze auf die Plasmaströmung. Protopl. **6,** 438 (1928). — Collander, R., Plasmolytische Beobachtungen an den Epidermiszellen von *Rhoeo discolor*. Protopl. **21,** 226 (1933). — Collins, W., Giftresistenz verschieden alter *Elodea*-Blätter. Protopl. **12,** 549 (1930). — Czaja, A. Th., Physikalisch-chemische Eigenschaften der Membran der *Utricularia*-Blase. (Zugleich ein Beitrag zur Physiologie der Blase und zu den Problemen der Permeabilität und Narkose.) Pflügers Archiv **206,** 554 (1924). — Ders. Über das Verhalten der Membranen von Pflanzenhaaren zu organischen Stoffen. Planta **10,** 424 (1930). — Derry, B. H. el, Plasmolyseform- und Plasmolysezeit-Studien. Protopl. **8,** 1 (1929). — Diehl, J. M., Einige Beobachtungen über die Aufnahme von Farbstoffen durch die Blätter von *Helodea canadensis*. Rec. trav. bot. néerl. **33,** 502 (1936). — Dietrich, F., Beobachtungen über Stoffwanderung in lebenden Zellen. Protopl. **8,** 161 (1929). — Dorner, A., Über das Verhalten der Zellwand zu Kongorot, insbesondere der Farnprothallien. Zbl. f. Bakter. 2. Abt. **56,** 14 (1922). — Drawert, H., Das Verhalten der einzelnen Zellbestandteile fixierter pflanzlicher Gewebe gegen saure und basische Farbstoffe bei verschiedener Wasserstoffionen-Konzentration. Flora **132,** 91 (1937a). — Ders. Protoplasmatische Anatomie des fixierten *Helodea*-Blattes. Protopl. **29,** 206 (1937b). — Endler, Über den Durchtritt von Salzen durch das Protoplasma. I. Über die Beeinflussung der Farbstoffaufnahme in die lebende Zelle durch Salze. Biochem. Zschr. **42,** 440 (1912). — Esteřák, K. B., Resistenz-Gradienten in *Elodea*-Blättern. Protopl. **23,** 367 (1935). — Fenner, C. A., Beiträge zur Kenntnis der Anatomie, Entwicklungsgeschichte und Biologie der Laubblätter und Drüsen einiger Insektivoren. Flora **93,** 335 (1904). — Fitting, H., Beiträge zur Physiologie der Protoplasmaströmung in den Blättern von *Vallisneria spiralis*. Ber. D. Bot. Ges. **55,** 255 (1937). — Fluri, M., Der Einfluß von Aluminiumsalzen auf das Protoplasma. Flora **99,** 81 (1909). — Förster, K., Quellung und Permeabilität der Zellmembranen von *Rhizoclonium*. Planta **20,** 476 (1933). — Frenzel, P., Über die Porengröße einiger pflanzlicher Zellmembranen. Planta **8,** 642 (1929). — Frey-Wyßling, A., Submikroskopische Morphologie des Protoplasten und seiner Derivate. Protoplasmamonographien, Bd. 15. Berlin 1938. — Fürth, K., u. Ullmann, E., Zur physikalischen Chemie der Farbstoffe. V. Untersuchungen über den Dispersitätsgrad von Farbstofflösungen. Kolloid-Zschr. **41,** 304 (1927). — Gahlen, K., Beiträge zur Physiologie der Blattzellen von *Helodea canadensis*. Protopl. **22,** 337 (1934). — Gicklhorn, J., Über die Entstehung und die Formen lokalisierter Manganspeicherung bei Wasserpflanzen. Protopl. **1,** 372 (1927). — Ders., Plasmolyse-Orte verschiedener Entwicklungsstadien einer Zelle. Protopl. **12,** 79 (1930). — Goebel, J. K., Über die Durchlässigkeit der Cuticula. Diss. Leipzig 1903. — Gratzy, E., u. Weber, F., Plasmolyseort und Membranwachstum. — Protopl. **12,** 559 (1931). — Gundel, W., Chemische und physikalisch-chemische Vorgänge bei geïscher Induktion. Jahrb. wiss. Bot. **78,** 623 (1933). — Gundermann, J., Wergin, W., Heß, K., Über die Natur und das Vorkommen der Primärsubstanz in den Zellwänden der pflanzlichen Gewebe. Ber. Deutsch. Chem. Ges. **70,** 517 (1937). — Gurewitsch, A., Untersuchungen über die Permeabilität der Hülle des Weizenkornes. Jahrb. wiss. Bot. **70,** 657 (1929). — Gustavson, E. S., Hydrogen-ion concentration gradient in plants. Amer. Jour. Bot. **11,** 1 (1924). — Haan, J. de, Ionenwirkung und Wasserpermeabilität. Ein Beitrag zur Koazervattheorie der Plasmagrenzschichten. Protopl. **24,** 186 (1935). — Haberlandt, G., Beziehungen zwischen Funktion und Lage des Zellkernes bei Pflanzen. Jena 1887. — Ders., Physiologische Pflanzenanatomie. Leipzig 1924. — Hannsteen-Cranner, B., Beiträge zur Biochemie und Physiologie der Zellwand und plasmatischen Grenzschichten. Ber. D. Bot. Ges. **37,** 380 (1919). — Ders., Zur Biochemie und Physiologie der Grenzschichten lebender Pflanzenzellen. Meldinger fra Norges Landsbrukshoiskole. **2,** 1 (1922). — Hauptfleisch, P., Untersuchungen über die Strömung des Protoplasmas in behäuteten Zellen. Jahrb. wiss. Bot. **24,** 173 (1892). — Hecht, K., Studien über den Vorgang der Plasmolyse.

Beitr. Biologie d. Pflanzen **11,** 137 (1912). — Heilbronn, A., Zustand des Plasmas und Reizbarkeit. Ein Beitrag zur Physiologie der lebenden Substanz. Jahrb. wiss. Bot. **54,** 357 (1914). — Ders., Eine neue Methode zur Bestimmung der Viskosität lebender Protoplasten. Jahrb. wiss. Bot. **61,** 284 (1922). — Heilbrunn, L. V., The colloid chemistry of protoplasm. Protoplasma-Monographien. Bd. 1. Berlin 1928. — Herzog, R. O., u. Polotzky, A., Die Diffusion einiger Farbstoffe. Zschr. physik. Chemie **87,** 449 (1914). — Heß, K., Trogus, C., u. Wergin, W., Untersuchungen über die Bildung der pflanzlichen Zellwand. Planta **25,** 419 (1936). — Heß, K., Wergin, W., Kiessig, H., Engel, W., u. Philippoff, W., Untersuchungen über die Ontogenese und den chemischen Aufbau der pflanzlichen Zellwand. Naturwiss. **27,** 622 (1939). — Höber, R., Physikalische Chemie der Zelle und Gewebe. Leipzig 1926. — Höfler, K., Über die Permeabilität der Stengelzellen von *Tradescantia elongata.* Ber. D. Bot. Ges. **36,** 423 (1918). — Ders., Über Eintritts- und Rückgangsgeschwindigkeit der Plasmolyse und eine Methode zur Bestimmung der Wasserpermeabilität des Protoplasten. Jahrb. wiss. Bot. **73,** 300 (1930). — Höhnel, Fr. v., Über den Kork und verkorkte Gewebe überhaupt. Sitzber. Wiener Akad. Wiss. Math.-Naturw. Kl. Abt. 1. **76,** 507 (1877). — Huber, Br., u. Höfler, K., Die Wasserpermeabilität des Protoplasmas. Jahrb. wiss. Bot. **73,** 351 (1930). — Jungers, V., Die Verlagerungsfähigkeit des Zellinhaltes der Zwiebelschuppen von *Allium cepa* durch Zentrifugieren. Protopl. **21,** 351 (1934). — Kaho, H., Über die Beeinflussung der Hitze-Koagulation des Pflanzenprotoplasmas durch Neutralsalze. I. Biochem. Zschr. **117,** 87 (1921a). — Ders., Zur Kenntnis der Neutralsalzwirkung auf das Pflanzenplasma. Biochem. Zschr. **120,** 125 (1921b). — Ders., Ein Beitrag zur antagonistischen Ionenwirkung der Erdalkalien auf das Pflanzenplasma. VII. Biochem. Zschr. **167,** 25 (1925a). — Ders., Über den Einfluß der Temperatur auf die koagulierende Wirkung einiger Alkalisalze auf das Pflanzenprotoplasma. VIII. Biochem. Zschr. **167,** 182 (1925b). — Ders., Das Verhalten der Pflanzen gegen Salze. Ergebn. d. Biologie **1,** 380 (1926). — Keßler, W., Über die inneren Ursachen der Kälteresistenz der Pflanzen. Planta **24,** 312 (1935). — Keßler, W., u. Ruhland, W., Weitere Untersuchungen über die inneren Ursachen der Kälteresistenz. Planta **28,** 159 (1938). — Klebs, G., Über das Verhalten der Farnprothallien gegenüber Anilinfarben. Sitzber. Heidelberg. Akad. Wiss. Math.-naturw. Kl. Abt. B. Bd. 10, Abhandl. 18, 1919. — Kotte, H., Turgor und Membranquellung bei Meeresalgen. Wissenschaftl. Meeresuntersuchungen, Abteilung Kiel. NF. **17,** 115 (1914). — Krasnosselsky-Maximow, T. A., Untersuchungen über Elastizität der Zellmembran. Ber. D. Bot. Ges. **43,** 527 (1925). — Kressin, G., Beiträge zur vergleichenden Protoplasmatik der Mooszelle. Diss. Greifswald 1935. — Küster, E., Über die Beziehung der Lage des Zellkernes zu Zellenwachstum und Membranbildung. Flora **97,** 1 (1907). — Ders., Über Veränderungen der Plasmaoberfläche bei Plasmolyse. Zschr. f. Bot. **2,** 689 (1910). — Ders., Pathologie der Pflanzenzelle. Tl. 1. Pathologie des Protoplasmas. Protoplasma-Monographien, Bd. 3. Berlin 1929. — Ders., Protoplasmabewegung in zentrifugierten Zellen. Ber. Oberrh. Ges. f. Naturw. u. Heilkunde **15,** 194 (1932). — Ders., Die Pflanzen-Zelle. Jena 1935. — Lanz, J., Über die Wirkung der Zentrifugenbehandlung auf den lebendigen Zellinhalt. (Untersuchungen an *Cladophora.*) Arch. experim. Zellf. **23,** 220 (1939). — Lepeschkin, W. W., Light and the permeability of protoplasm. Amer. Jour. Bot. **17,** 953 (1930). — Lilienstern, M., Altersunterschiede von Zellen einiger Wasserpflanzen in bezug auf ihr Reduktionsvermögen. Protopl. **23,** 86 (1935). — Linsbauer, K., Untersuchungen über Plasma und Plasmaströmung an *Chara*-Zellen. I. Beobachtungen an mechanisch und operativ beeinflußten Zellen. Protopl. **5,** 563 (1928). — Macke, W., Untersuchungen über die Wirkung des Bors auf *Elodea canadensis.* Zschr. f. Bot. **34,** 241 (1939). — Marklund, G., Vergleichende Permeabilitätsstudien an pflanzlichen Protoplasten. Acta bot. Fennica. **18,** 1 (1936). — Metzner, P., Zur Kenntnis der Stoffwechselveränderungen bei geotropisch gereizten Keimpflanzen. Ber. D. Bot. Ges. **52,** 506 (1934). — Meindl, T., Weitere Beiträge zur protoplasmatischen Anatomie des *Helodea*-Blattes. Protopl. **21,** 362 (1934). — Mißbach, G., Versuche zur Prüfung der Plasmaviskosität. Protopl. **3,** 326 (1927). — Moder, A., Beiträge zur protoplasmatischen Anatomie des *Helodea*-Blattes. Protopl. **16,** 1 (1932). — Němec, B., Über die Wahrnehmung der Schwer-

kraft bei Pflanzen. Jahrb. wiss. Bot. **36,** 80 (1901). — Nierenstein, E., Über das Wesen der Vitalfärbung. Pflügers Archiv **179,** 233 (1919). — Nistler, A., Dispersitätsuntersuchungen an Farbstoffen. Kolloidchem. Beihefte. **33,** 1 (1930). — Ders., Über die Bedeutung der Dispersionsanalyse und eine Neukonstruktion des Diffusionsmikroskopes. Protopl. **13,** 517 (1931). — Northen, H. T., u. Northen, R. T., Studies of protoplasmic structure in *Spirogyra*. II. Alternations of protoplasmatic elasticity. Protopl. **31,** 9 (1939). — Otte, K., Die Wuchsstoffe im Leben der Pflanze. Braunschweig 1937. — Pekarek, W., Absolute Viskositätsmessung mit Hilfe der Brownschen Molekularbewegung. I. Prinzip der Methode, Voraussetzungen, Fehlerquellen der Messungen. Protopl. **10,** 510 (1930). — Pfeffer, W., Über Aufnahme von Anilinfarben in lebende Zellen. Unters. Bot. Inst. Tübingen **2,** 179 (1886). — Ders., Zur Kenntnis der Plasmahaut und der Vakuolen, nebst Bemerkungen über den Aggregatzustand des Protoplasmas und über osmotische Vorgänge. Abh. Sächs. Akad. Wiss. **16,** 184 (1890). — Prát, S., Weiteres über Plasmolyse und Permeabilität. 1925. Zit. nach F. Weber, Protopl. **7,** 583 (1929b). — Prud'homme van Reine jr., W. S., Versuche über die Konsistenz des Protoplasmas. Rec. trav. bot. néerl. **32,** 467 (1935). — Reinhardt, M. O., Plasmolytische Studien zur Kenntnis des Wachstums der Zellmembran. Schwendener-Festschrift, S. 425. Berlin 1899. — Rippel, A., Semipermeable Zellmembranen bei Pflanzen. Ber. D. Bot. Ges. **36,** 201 (1918). — Ruge, U., Untersuchungen über den Einfluß des Heteroauxins auf das Streckungswachstum des Hypokotyls von *Helianthus annuus*. Zschr. f. Bot. **31,** 1 (1937a). — Ders., Untersuchungen über die Änderungen der osmotischen Zustandsgrößen und Membraneigenschaften des Hypokotyls von *Helianthus annuus* beim normalen Streckungswachstum. Planta **27,** 352 (1937b). — Ders., Über das Appositionswachstum decapitierter Hypokotyle von *Helianthus annuus*. Ber. D. Bot. Ges. **56,** 165 (1938). — Ruhland, W., Studien über die Aufnahme von Kolloiden durch die pflanzliche Plasmahaut. Jahrb. wiss. Bot. **51,** 376 (1912). — Ruhland, W., u. Wetzel, H., Zur Physiologie der organischen Säuren in grünen Pflanzen. III. *Rheum hybridum*. Planta **3,** 765 (1927). — Ruhland, W., u. Ullrich, H., Aërobe Gärung in wachsenden Pflanzengeweben. Ber. mathem.-physik. Kl. Sächs. Akad. Wiss. **88,** 11 (1936). — Ruhland, W., Ullrich, H., u. Endo, S., Untersuchungen zu den „spezifischen Permeabilitätsreihen" Höflers. I. Zur Frage der Alkoholpermeabilität von Pflanzenzellen unter verschiedenen Versuchsbedingungen. Planta **27,** 650 (1938). — Santen, A. M. van, Influence of hydrogen-ions concentration on the growth rate of the *Avena coleoptile*. Proc. Kon. Academ. Wet. Amsterdam **41,** 513 (1938). — Scarth, G. W., The influence of external osmotic pressure and of disturbance of the cell surface on the permeability of *Spirogyra* for acid dyes. Protopl. **1,** 204 (1926). — Scheiterer, H., Plasmolyse-Ort der Palisaden-Zellen. Protopl. **10,** 289 (1930). — Schroedter, K., Zur physiologischen Anatomie der Mittelzellen drüsiger Gebilde. Flora **120,** 19 (1926). — Schultz, G., Farbstofftabellen. Bd. I und II. 7. Aufl. Leipzig 1931. — Small, S., Hydrogen-ion concentration in plant cells and tissues. Protoplasma-Monographien, Bd. 2. Berlin 1929. — Solereder, H., Systematisch-anatomische Untersuchungen des Blattes der Hydrocharitaceen. Beih. Bot. Centralbl. **30,** 24 (1913). — Strugger, S., Die Beeinflussung des Wachstums und des Geotropismus durch die Wasserstoffionen. Ber. D. Bot. Ges. **50,** (77) (1932). — Ders., Über das Wachstum decapitierter Keimpflanzen. Ebenda **51,** 193 (1933). — Ders., Beiträge zur Physiologie des Wachstums I. Zur protoplasmatischen Kausalanalyse des Streckungswachstums. Jahrb. wiss. Bot. **79,** 406 (1934). — Ders., Praktikum der Zell- und Gewebephysiologie. Berlin 1935. — Ders., Die Vitalfärbung der Chloroplasten von *Helodea* mit Rhodaminen. Flora **131,** 113 (1936). — Ders., Zellphysiologie und Protoplasmatik. Fortschr. d. Bot. **7,** 177 (1938). — Ders., Zellphysiologie und Protoplasmatik. Ebenda **8,** 166 (1939a). — Ders., Die lumineszensmikroskopische Analyse des Transpirationsstromes in Parenchymen. III. Biol. Zentralbl. **59,** 409 (1939b). — Süllmann, H., Über Umladung und Umlagerung von Farbstoffen. Protopl. **13,** 509 (1931). — Timmel, H., Zentrifugierversuche über die Wirkung chemischer Agentien insbesondere des Kaliums auf die Viskosität des Protoplasten. Protopl. **3,** 197 (1927). — Tupper-Carey, R. M., u. Priestley, J. H., The composition of the cell-wall at the apical meristem of stem and root. Proc. Roy. Soc.

London. B. **95,** 109 (1923). — Tschistozerdova, H., Zur Frage über den Zusammenhang der plasmolysierenden Kraft der Mineralsalze und ihrer Konzentration. Jour. Soc. Bot. Russie. **15,** 85, 1930; zitiert nach Bot. Zentralbl. NF. **19,** 201 (1931). — Walter, H., Plasmaquellung und Wachstum. Zschr. f. Bot. **16,** 353 (1924). — Ders., Der Wasserhaushalt der Pflanze in quantitativer Betrachtung. Naturwiss. und Landwirtsch. Heft 6 (1925). — Ders., Plasmaquellung und Assimilation. Protopl. **6,** 113 (1929). — Ders., Die Hydratur der Pflanze und ihre physiologisch-ökologische Bedeutung. Jena 1931. — Weber, F., Das Fadenziehen und die Viskosität des Protoplasmas. Österr. Bot. Zschr. **70,** 172 (1921a). — Ders., Zentrifugierversuche mit ätherisierten *Spirogyren*. Biochem. Zschr. **126,** 71 (1921b). — Ders., Plasmolyseform und Protoplasmaviskosität. Österr. Bot. Zschr. **73,** 261 (1924a). — Ders., Methoden der Viskositätsbestimmung des lebenden Protoplasmas. Abderhaldens Handb. biolog. Arbeitsmethoden. Abt. 11. Tl. 2, S. 655 (1924b). — Ders., Die Beurteilung der Plasmaviskosität nach der Plasmolyseform. (Untersuchungen an *Spirogyra*.) Zschr. wiss. Mikroskopie. **42,** 146 (1925a). — Ders., Plasmolyseform und Ätherwirkung. Pflügers Archiv. **208,** 705 (1925b). — Ders., Plasmolyseform und Kernform funktionierender Schließzellen. Jahrb. wiss. Bot. **64,** 687 (1925c). — Ders., Physiologische Ungleichheit bei morphologischer Gleichheit. Österr. Bot. Zschr. **74,** 256 (1925d). — Ders., Cytoplasma- und Kernzustandsänderungen bei Schließzellen. Protopl. **2,** 305 (1927). — Ders., Plasmolyse-Zeit-Methode. Protopl. **5,** 622 (1928). — Ders., Zentrifugierung und Protoplasmaviskosität. Protopl. **7,** 444 (1929a). — Ders., Plasmolyse-Ort. Sammelreferat. Protopl. **7,** 583 (1929b). — Ders., Harnstoffpermeabilität ungleich alter *Spirogyra*-Zellen. Protopl. **12,** 129 (1931a). — Ders., Plasmolyseresistenz und -permeabilität bei Narkose. Protopl. **14,** 178 (1931b). — Ders., Protoplasmatische Ungleichheit morphologisch gleicher Zellen. Protopl. **15,** 291 (1932a). — Ders., Unterschiede in der Säureresistenz der *Helodea*-Blattzellen. Protopl. **16,** 287 (1932b). — Weiß, A., Beiträge zur Kenntnis der Plasmahaut. Planta **1,** 145 (1924).

Genetische und cytologische Untersuchungen über 15-chromosomige Mutanten von *Oenothera biennis* und *Oenothera Lamarckiana*[1]).

Von **Gudrun Herzog.**

(Aus dem Botanischen Institut der Universität Jena.)

Mit 33 Abbildungen im Text.

Die Aufgabe der vorliegenden Untersuchungen bestand in der Weiterführung der von Prof. Renner begonnenen Analyse 15-chromosomiger einfach trisomischer Mutanten. Als es nach Einführung der Chromosomenformeln in Verbindung mit den wenigen bisher bekannten Faktoren wenigstens teilweise möglich war, die Chromosomenenden rein rechnerisch festzulegen, konnte man auch daran denken, ein überzähliges Chromosom in verschiedenen Kreuzungen genauer zu verfolgen und dann mit einem der vierzehn Chromosomen der Ausgangsform zu identifizieren, wenn es sich nämlich um eine einfache Verdoppelung ohne weitere Komplikationen handelte. Daß dies tatsächlich glückte, zeigen die Untersuchungen von Catcheside (1937) an *Oe. Lamarckiana* mut. *lata* und von Renner (1940) an *Oe. Lamarckiana* mut. *cana*, *dependens* und *macilenta*.

In den beiden vergangenen Jahren konnte die Analyse der trisomischen Mutanten *cana* und *macilenta* der *Oe. Lamarckiana* und der *dependens* aus *Oe.* Fl p-*rubivelutina* (vgl. Renner, 1940) fortgeführt werden. Weiterhin wurden zwei 15-chromosomige Mutanten der *Oe. biennis* untersucht. Bei einer von diesen konnte nun gezeigt werden, wie unter günstigen Umständen ein überzähliges Chromosom seinerseits Hinweise auf noch unsichere Zahlenformulierungen verschiedener Komplexe geben kann. Für alle primären Trisomischen ist die

1) Erschienen als Dissertation der Math.-Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Jena.

Annahme gemacht, daß die ersten 8-chromosomigen Keimzellen durch ein einfaches überzähliges Chromosom charakterisiert werden. Die Entstehung solcher Mutanten wird von Håkansson (1930), St. Emerson (1935 und 1936), Catcheside (1933, 1936) und Ford (1936) klar entwickelt. Die züchterischen und cytologischen Befunde an unseren Trisomischen vertragen sich durchaus mit dieser Annahme.

Das Material für die Kulturen des Sommers 1938 stammte aus den Zuchten von Herrn Prof. Renner. Im Sommer 1939 wurden Nachkommenschaften eigener Zuchten aufgezogen und dazu eine Anzahl von Familien der Ausgangsgenerationen ein zweites Mal beobachtet.

Zur Feststellung der Chromosomenbindungen in den Pollenmutterzellen wurden die Knospen gewöhnlich mit dem Gemisch von Belling fixiert und mit Eisenhämatoxylin gefärbt. Nur gelegentlich wurden nach Fixierung mit Alkohol-Eisessig nach Carnoy zur schnelleren Orientierung Eisessigkarminpräparate hergestellt, und zwar nach dem von Marquardt (1937, S. 162) angegebenen Verfahren. Der in den meisten Fällen angewandten Eisenhämatoxylinmethode geben wir deswegen den Vorzug, weil die Präparate jahrelang unverändert bleiben und es sich im Gang der Untersuchung öfters als notwendig erwies, alte Präparate zur erneuten Überprüfung vorzunehmen. Die Schnittdicke war 15 μ. Zur Untersuchung der Samenanlagen wurden die Fruchtknoten in Gilsons oder in Bellings Gemisch fixiert; die Schnitte waren hier meist zwischen 15 und 20 μ dick, manchmal noch etwas dicker.

I. Trisomische Mutanten von *Oe. Lamarckiana.*

1. *Oe. Lamarckiana* tris. *cana.*

Die Mutante *Oe.* M-*Lamarckiana cana* (vgl. Renner 1940, S. 278), deren chromosomale Zusammensetzung jetzt weitgehend bekannt geworden ist, wurde in weiteren Generationen auf ihr züchterisches Verhalten geprüft. Die Abbildung einer *cana*-Rosette bei De Vries (1924, Fig. 1) trifft ziemlich genau den Habitus unserer *cana*. Die blühende Pflanze (Renner S. 278, Fig. 7) ist schlanker als die M-*Lamarckiana* und übertrifft sie um etwa 10 cm an Höhe. Die Tupfung ist grob und locker über den Stengel verteilt. Die Stengelblätter sind klein und stark gebuckelt. Die ersten Knospen trocknen fast immer ab, die späteren zeigen mehr oder weniger deutlich die von de Vries hervorgehobene Auswärtskrümmung der Spitzen (Fig. 1). Im unentfalteten Zustand ragen die Narbenschenkel über die Kronblätter hinaus (Fig. 3), im Gegensatz zur Normalform, deren Blumenblätter die Narbe umschlossen halten. Die Variation der Blütengröße ist in einer und derselben Familie bei der *cana* viel auffälliger als bei der normalen *Lamarckiana* (Fig. 3, a—c); manche *cana*-Pflanzen sind sehr kleinblütig (Fig. 4a); auch die Färbung des Kelches variiert stark, von schwacher Rotstreifung bis zu fast einheitlicher Rotfärbung.

Fig. 1. Oe. Lamarckiana cana links, 38/146. Oe. (Lam. cana × Hookeri) velutina cana rechts, aus 38/151. 17. Aug. 1938.

Fig. 2. Oe. Lamarckiana Hookeri-velutina cana, dieselbe Pflanze wie Fig. 1 rechts.

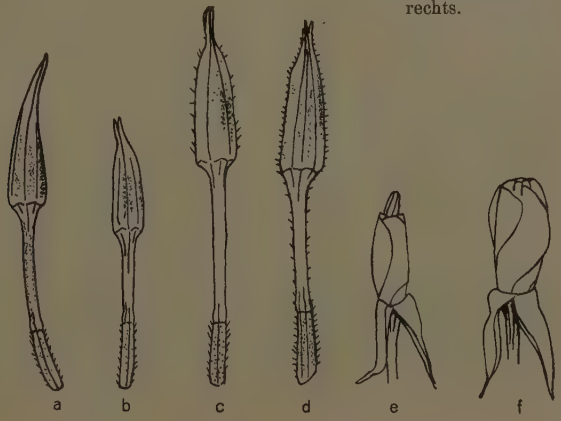


Fig. 3. Knospen von Oe. Lamarckiana.
c, f: normal, doch kleinblütig, aus Lam. cana abgespalten; a, b u. e: cana; d: candicans. Nat. Gr.

Nach den Ausführungen von Renner hat seine trisomische *cana* die Zusammensetzung [p-velans + 3 P 4] · M-*gaudens*. M-*gaudens* unterscheidet sich von gewöhnlichem *gaudens* durch den Besitz von 2M3 + 1 · y an Stelle von 1 · 2 + 3 · y. Nach Selbstbestäubung der tris. *cana* trat auch in meinen Kulturen immer Spaltung in *cana* und normale *Lamarckiana* auf (Nr. 1—12)[1]). Der Marginationsfaktor M (roter Blattrand) manifestiert sich an den von *cana* abgespaltenen *Lamarckiana*-Pflanzen immer deutlich, während bei scheinbar immarginater *cana* erst die 14-chromosomigen Individuen der Nachkommenschaft die Anwesenheit von M dartun. Wirklich immarginat ist die „plumpe *cana*", die als tris. *candicans* eingehender zu behandeln sein wird. Der Pollen der *cana* enthält, wie die Kreuzung mit *Oe. biennis* ♀ zeigt (Nr. 14), m-*velans* und M-*gaudens*. Die aus der *cana* entstehende normale M-*Lamarckiana* kann velans mit 3 P 4 oder mit 3 p 4 erhalten (P getupfter, p ungetupfter Stengel, Nr. 6).

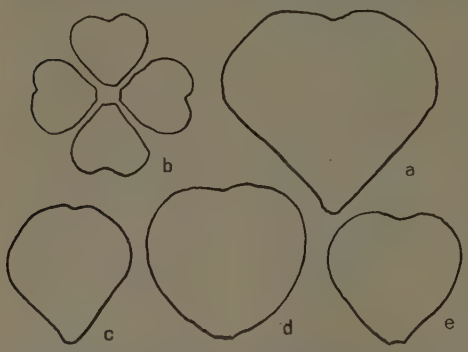


Fig. 4. Kronblätter von Oe. Lamarckiana. a: normal, typisch, großblütig; b: cana kleinblütig; c: macilenta; d: dependens; e: candicans. Auf $^2/_3$ verkl.

Bei *Oe.* M-*Lamarckaniana cana* sind u. a. folgende Konfigurationen in der Diakinese möglich:

a) $\left\langle \begin{matrix} 4\cdot3 \\ 4\cdot3 \end{matrix} \right\rangle$ $\begin{matrix} 3\cdot2 & 1\cdot9 & 10\cdot13 & 14\cdot8 & 5\cdot6 & 7\cdot11 & 12\cdot4 \\ 2\cdot1 & 9\cdot10 & 13\cdot14 & 8\cdot5 & 6\cdot7 & 11\cdot12 \end{matrix}$

b) $\begin{matrix} 3\cdot4 & 3\cdot2 & 1\cdot9 & 10\cdot13 & 14\cdot8 & 5\cdot6 & 7\cdot11 & 12\cdot4 \\ 4\cdot3 & 2\cdot1 & 9\cdot10 & 13\cdot14 & 8\cdot5 & 6\cdot7 & 11\cdot12 \end{matrix}$

c) $\begin{matrix} & 3\cdot2 & 1\cdot9 & 10\cdot13 & 14\cdot8 & 5\cdot6 & 7\cdot11 & 12\cdot4 & \\ 4\cdot3 & 2\cdot1 & 9\cdot10 & 13\cdot14 & 8\cdot5 & 6\cdot7 & 11\cdot12 & & 4\cdot3 \end{matrix}$

d) $\left\langle \begin{matrix} & 3\cdot2 & 1\cdot9 & 10\cdot13 & 14\cdot8 & 5\cdot6 & 7\cdot11 & 12\cdot4 & \\ 4\cdot3 & 2\cdot1 & 9\cdot10 & 13\cdot14 & 8\cdot5 & 6\cdot7 & 11\cdot12 & & \end{matrix} \right\rangle 3\cdot4$

Bei regelmäßiger Verteilung entstehen: im Fall a) normales *velans* und [*gaudens* + 3 · 4]; im Fall b) dieselben Komplexe; im Fall c) 7-chromosomiges M · *gaudens* und [*velans* + 3 · 4]; im Fall d) kann sich das überzählige 3 · 4 Chromosom sowohl an *gaudens* als auch an *velans*

1) Die Nummern beziehen sich auf die in den Belegen angeführten Verbindungen.

anschließen. Beobachtet wurden (Fig. 5 a—c) sowohl die 15er-Kette wie neben der — nicht selten zerrissenen — 13er-Kette das Paar, und zwar offen oder geschlossen, außerdem gelegentlich Dreiergruppen, wie sie auch Goodwin (1933, S. 93) bei einer aus der gewöhnlichen

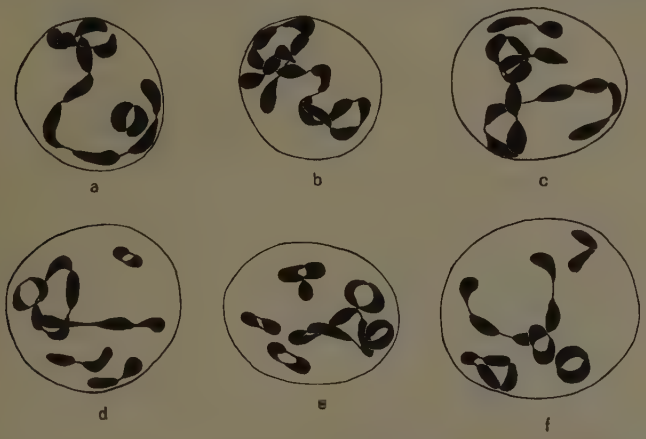


Fig. 5. Diakinesen in Pollenmutterzellen. a—c: Lamarckiana cana, a Ringpaar und unvollständige Kette; b 12 + 3; c 13 + 2; d, e Hookeri-velutina cana, aus 38/151; f velutiflava cana, aus 34/229.

Oe. Lamarckiana hervorgegangenen mut. *cana* gesehen hat, bei uns wohl aus zwei 3·4- und einem 2·3- oder 4·12-Chrom. bestehend. Nicht beobachtet wurde ein geschlossener 14er-Ring. neben einem Univalent, und ebensowenig ein Ring, in den die beiden 3·4-Chrom. als Paarring eingefügt wären (vgl. Formel a).

Oe. Lamarckiana tris. *cana* × *Hookeri.*

Die Kreuzung (Nr. 12) brachte viele normale *velutina* und wenige *laeta* hervor, dazu verschiedene *cana*-Pflanzen, die teilweise nicht leicht der *laeta* oder der *velutina*-Form zuzuordnen waren. Neben einigen als „plumpe *cana*", d. h. *laeta candicans* (vgl. unten) angesprochenen Typen traten mehrere sehr hochwüchsige, schlanke *cana* auf, die nach der Stärke der Rotfärbung für *velutina* gehalten wurden (Fig. 1, 2). In der Blütezeit erreichten sie eine Höhe von etwa 150 cm. Der schlanke Stengel mit kurzen, graugrünen Blättern besitzt fast keine Nebenzweige und trägt einen lockeren Blütenstand mit prächtig rotgestreiften Kelchen. Vom Boden erheben sich nur noch einige wenige, schwächliche Nebensprosse.

Daß eine untersuchte schlanke *cana* wirklich eine *velutina* war, zeigte die Diakinese mit ihren 5 freien Chromosomenpaaren (Fig. 5, d, e). Das überzählige Chromosom hängte sich an eines der Paare an und nicht an den 4er-Ring, der aus den Chromosomen 5·6, 6·7, 7·8, 8·5 besteht. Das stimmt gut mit der Annahme von Renner überein, daß in der *cana* das 3·4-Chromosom verdoppelt ist.

Oe. Lamarckiana tris. *cana* × *suaveolens.*

Die Nachkommenschaft (Nr. 13) enthielt außer zahlreichen normalen *velutina* und *laeta* 10 *cana*, die teils *velutina* teils *laeta* waren. Die Bindungsverhältnisse entsprechen den Erwartungen. Außer dem 4er-Ring der *Hookeri-velutina* besitzt die *flavivelutina* noch einen 4er-Ring aus den Chromosomen 1·2, 2·3, 3·4, 4·1. An diesen zweiten Ring schließt sich das *cana*-Chromosom an, wobei eine offene 5er-Kette oder eine 3er-Kette und ein offenes Paar enstehen (Fig. 5b). Ein viertes geschlossenes Paar wurde nicht gesehen.

Von einigen in der Nachkommenschaft von *Oe. Lamarckiana cana* aufgetretenen Formen wurden zur Prüfung Folgegenerationen beobachtet. Nachkommenschaften der aus *Oe. Lam. cana* × *albilaeta* gewonnenen p-*Lamarckiana* wurden in den beiden vergangenen Sommern aufgezogen; sie waren einförmig und fraglos p-*Lamarckiana* (Nr. 27 u. 28). Die Kreuzungen mit *Oe. Hookeri* (Nr. 26) und mit *Oe. suaveolens* (Nr. 30) ergaben die erwarteten Formen. Die betreffende p-*Lamarckiana* hatte also normales p-*velans* mit *gaudens*. Der cytologische Befund bestätigte durch die Anwesenheit eines 12er-Ringes und eines Paares die züchterische Beobachtung. Als Abweicher fanden sich zwei *dependens* und eine *cana*.

2. *Oe. Lamarckiana* tris. *candicans.*

Eine „plumpe *cana*" wurde 1935 zum ersten Mal in den Kulturen von Renner beobachtet. Diese Trisomische gleicht recht gut der von de Vries (1923, S. 459; 1924, S. 583 Fig. 4, 9 u. 11 nach S. 600) als mut. *candicans* beschriebenen Form. De Vries stellt seine aus einer *Oe. lata* entstandene mut. *candicans* in die *cana*-Gruppe. Im Gegensatz zu der dimorphen *cana* spaltet diese monomorphe Mutante bei Selbstbestäubung keine normale *Lamarckiana* ab, da sie im Pollen nur *velans* enthält. Mit mut. *candicans* könnte die von de Vries später (1929, S. 173ff.) beschriebene mut. *opaca* identisch sein. Nach den Beschreibungen ist jedenfalls so gut wie kein Unterschied

zwischen den beiden Formen; nur von den Früchten wird angegeben, daß die der *candicans* ebenso dünn seien wie die der *cana* und die der *opaca* dicker, doch die Ausbildung der Früchte ist ja recht variabel. Die *opaca* ging öfter aus *cana* hervor, so wie unsere „plumpe *cana*". Aber wie unten auseinandergesetzt wird, können die beiden Formen nicht ganz identisch sein. Ob unsere plumpe *cana* mit der de Vries-schen *candicans* identisch ist, ist ebenfalls zum mindesten unsicher. Trotzdem wollen wir, um nicht einen neuen Namen zu schaffen, unsere Form als *candicans* bezeichnen, weil der Name die Beziehung zu *cana* andeutet und die Ähnlichkeit unserer Mutante mit der von de Vries gar zu ausgesprochen ist.

Von den im Sommer 1936 wiederum in der Nachkommenschaft einer selbstbestäubten *cana* auftretenden drei „plumpen *cana*"-Individuen wurde eines gebeutelt. Der Keimgehalt der gewonnenen Samen war recht gering. Die Aufzucht der im Frühjahr 1938 ausgelegten Samen bestand aus 14 Pflanzen, die alle zur Blüte gebracht werden konnten, und die restlichen Samen ergaben im folgenden Jahr noch weitere 7 Pflanzen (Nr. 15). Alle 21 Individuen zeigten gleichermaßen das Aussehen der Ausgangsform, ebenso das einzige Individuum der dritten Generation (Nr. 16).

Fig. 6. Oe. Lamarckiana candicans, aus 39/301.

Die Mutante erinnert in verschiedenen Zügen sehr an die *cana*. Selbst das Merkmal der schwach nach außen gekrümmten Knospen ist bei der *candicans* zu beobachten; in den Kreuzungen ist diese Krümmung allerdings nur noch selten zu sehen. Während des Rosettenstadiums (Fig. 6) sind die beiden Trisomischen kaum zu unterscheiden. Die Blätter sind am Grund aufgerichtet und dann bogig nach außen gekrümmt. Sie sind immarginat wie die der scheinbar immarginaten *cana*, von hellgrauer Farbe und besitzen eine stark gewellte Oberfläche. Später unterscheidet der dicke, dicht beblätterte, gefurchte, fein und dicht getupfte Stengel die *candicans* auffällig von der schlanken und hochwüchsigen, grob getupften *cana* (Fig. 7 und 8). Die blühende Pflanze

erreicht eine Höhe von etwa 90—100 cm; sie bleibt damit um mindestens 20 cm hinter der normalen *Lamarckiana* und um noch mehr hinter der *cana* zurück. Die Blüten sind mittelgroß, die Knospen dick und leicht rötlich gestreift (Fig. 3, d), die Kronblätter ebenso breit wie lang (Fig. 4, e).

In der Kreuzung *Oe. Lam. candicans* × *Hookeri* (Nr. 17) traten neben den schwachen gelben Keimlingen der *velans* · ^{h}*Hookeri*-Verbindung grüne Pflänzchen auf, die schon nach wenigen Wochen erkennen

Fig. 7. Oe. Lamarckiana candicans, aus 39/302.

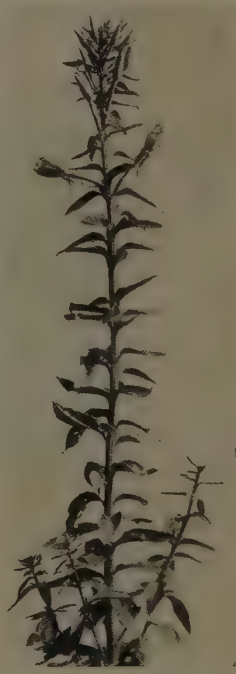


Fig. 8. Oe. Lam. candicans, aus 38/141.

Fig. 9. Oe. (Lam. cana × suaveolens) p-laetiflava candicans, aus 36/244. 14. 8. 1936. Phot. Renner.

ließen, daß sich unter ihnen kein normaler *gaudens* · ^{h}*Hookeri*-Keimling befand. Die kleinen Blätter waren graugrün, die Rosetten entwickelten sich gut und zeigten bald die charakteristischen Merkmale der *cana*- bzw. *candicans*-Rosette. Alle Pflanzen gelangten zur Blüte; die Kelchzipfel sind fast auf der ganzen Fläche, aber nicht sehr tief rot gefärbt. Fast überall wurden am Grund neben dem plumpen Hauptsproß ziemlich schlanke Seiten-

sprosse gebildet, die locker beblättert waren und kaum mehr an den Wuchs der *candicans*-Formen erinnerten. Die an den Blättern teilweise sichtbare Rotrandigkeit stammt von der *Oe. Hookeri* und hat mit der durch M bedingten Margination nichts zu tun. Alles in allem ist diese *Hookeri-laeta candicans* der *Hookeri-laeta cana* (vgl. Renner 1940, Fig. 8) recht ähnlich, doch plumper.

Auch die in der Kreuzung *Oe. Lam. candicans* × *suaveolens* (Nr. 20) neben ganz typischer *velutiflava* auftretenden trisomischen Pflanzen tragen *candicans*-Merkmale wie die eben beschriebenen. Daneben zeigen sie die durch *flavens* aufgeprägten Charaktere, wie spitzere Blätter und schlankeren Blütenstand. Als sich die Rosette zur Bildung des Blütenstengels anschickte, wurde am Stengel eine deutliche Tupfung sichtbar, wie sie sonst nur in den *velans*-Verbindungen auftritt. Trotzdem besteht kein Zweifel, daß die Pflanzen der *gaudens-flavens*-Verbindung angehören, daß es sich also um *laetiflava* tris. *candicans* handelt. Den Habitus zeigt Fig. 9.

Da die *Oe. Lamarckiana candicans* regelmäßig von *cana* abgespalten wird, ist die Analyse der *candicans* wesentlich für das Verständnis der von *cana* gebildeten Keimzellentypen. Im aktiven Pollen ist nur m P-*velans* enthalten, wie die Kreuzungen mit *Oe. biennis* (Nr. 21) und *Oe. suaveolens* (Nr. 22) als Müttern zeigen. In den Samenanlagen dagegen findet sich neben normalem *velans* ein 8-chromosomiger Komplex, der die Charaktere der Mutante überträgt. Er enthält, ebenso wie *velans*, den Faktor P, wie die Verbindung mit *flavens* (Nr. 20) und mit p-*velans* (Nr. 18) am klarsten zeigen. Und er muß im wesentlichen *gaudens*-Elemente enthalten, weil er mit *velans* lebensfähige Zygoten ergibt (*candicans* × P P-*albivelutina*, Nr. 19; × p-*albivelutina*, Nr. 18). Wenn *candicans* Mutter ist, sind also die *velutinae* normal, die *laetae* sind *candicans* und dazu getupft. Die Konstanz der *candicans* bei Selbstbestäubung rührt davon her, daß der *velans*-Pollen nur mit den 8-chromosomigen P-*gaudens*-Eizellen lebensfähig ist.

Die Diakinese der *Lamarckiana candicans* zeigte öfters zwei freie Paare (Fig. 10 a, b). Der Befund ist für die Ermittlung der Konstitution ausschlaggebend. Der 8-chromosomige Komplex muß so konstituiert sein, daß der Verlust jedes beliebigen Chromosomes letal wirkt, also ähnlich wie $[2\cdot3+1\cdot y-1\cdot2]$-*velans* in der mut. *mira* (vgl. Renner 1940, S. 270). Da die *candicans* sicher immarginat ist, also den M-Faktor und somit das $2\cdot3$-Chromosom von M-*gaudens* verloren hat, sind nun die beiden Chromosomenenden auf die zwei aus *velans* übernommenen Chromosomen verteilt: an Stelle von 2 M 3 besitzt sie

1·2 und 3P4. Wie die *mira* eine MM-*dependens* ist, so ist die *candicans* eine mm-*cana*; die Analogie der beiden abgeleiteten Trisomischen ist vollkommen, aber die *candicans* ist nicht entfernt so ausgeglichen in ihrer Entwicklung wie die *mira*, sondern eher stärker gestört als die *cana*. Die Konstitution der *candicans* ist somit:

P-velans ⟨1·2⟩ ⟨3·4⟩ 9·10 13·14 8·5 6·7 11·12
mP-gaudens ⟨1·2⟩ ⟨3·4⟩ 1·9 10·13 14·8 5·6 7·11 12·4

und die in P-*gaudens* doppelt vorhandenen Enden sind 1 und 4. Die beiden in der Meiose ermittelten Paare sind 3·4 und 1·2; wenn die beiden 3·4-Chromosomen, anders als in der *cana*, sich regelmäßig

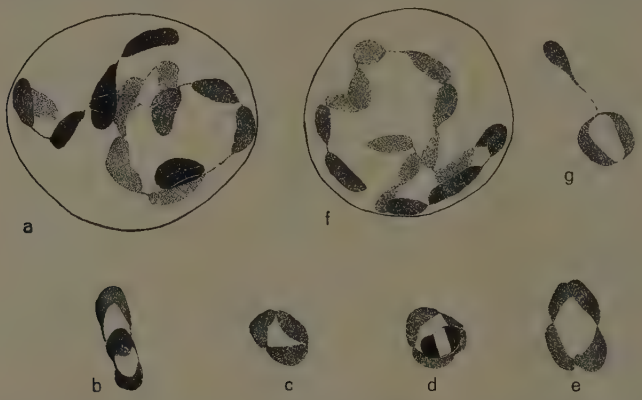


Fig. 10. Diakinesen in P M Z. a: Lam. candicans, 11er-Kette, ein geschlossenes und ein offenes Paar. b: zwei Ringpaare von derselben. c—e: laetiflava candicans, Dreierring, 3er-Ring und Ringpaar, Viererring. f, g: Lam. macilenta, 15er-Kette und 3er-Gruppe.

paaren, rührt das davon her, daß unter den übrigen Chromosomen der *candicans* wenigstens das 3-Ende nicht wieder vertreten ist. Diese Diagnose wäre zu prüfen durch die Herstellung der Pp-Form (Nr. 18) und der Rr-Form und Aufzucht der F_2-Generation. Es müßte dann die Spaltung nach P bzw. R eintreten.

Die Entstehung des 8-chromosomigen *gaudens*-Komplexes der *candicans* aus der MPp-*cana* ist zu verstehen, wenn 2·1 mit 1·9 zum gleichen Pol wandert:

velans ⟨4·3⟩ 3·2 9·10 13·14 8·5 6·7 11·12
gaudens ⟨4·3⟩ 2·1 1·9 10·13 14·8 5·6 7·11 12·4

Mit den 5 *gaudens*-Chromosomen, denen sich das eine 3·4-Chr. aus dem Paar anschließt, ist der *candicans*-Komplex vollständig. Die korre-

late *velans*-Gone erhält 2·3 und 3·4, kann aber nicht lebensfähig sein, da ihr das 1-Ende fehlt.

Die Diakinesekonfigurationen der *laeta candicans* aus *Oe. Hookeri* und *Oe. suaveolens* vertragen sich gut mit den aufgestellten Formeln. Normale *Hookeri-laeta* bildet zwei freie Paare, aus 1·2 und 5·6, neben einem 10-gliedrigen Ring. Bei der *candicans*-Form wurde wiederholt ein drittes Paar beobachtet, wohl aus den beiden 3·4-Chromo-

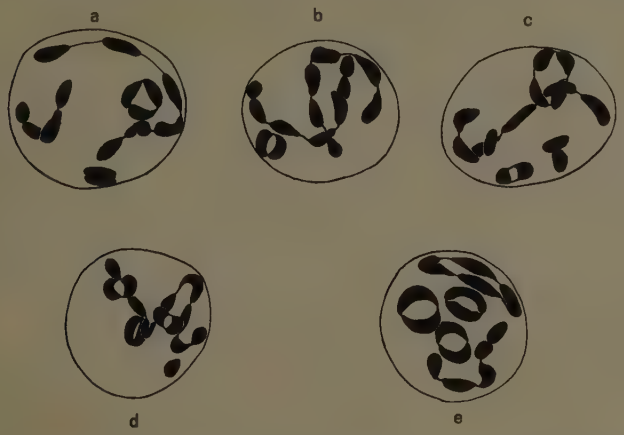


Fig. 11. Diakinesen. a—c: laetiflava candicans, a) mit 3er-Ring und Ringpaar, b) mit zwei Paaren, c) mit 4er-Ring und Ringpaar; aus 39/306. d) Hookeri-laeta candicans, mit 3 Ringpaaren, aus 39/303. e) velutiflava macilenta mit 5, 4, 2, 2, 2; aus 38/140.

somen gebildet, dazu eine 9-gliedrige Kette oder Bruchstücke einer solchen (Fig. 11, d). Die Bindung der *Oe. Hookeri-laeta candicans* würde etwa so aussehen:

mP-gaudens ⟨1·2⟩ ⟨3·4⟩ ⟨5·6⟩ 1·9 10·13 14·8 7·11 12·4
hHookeri ⟨1·2⟩ ⟨3·4⟩ ⟨5·6⟩ 9·10 13·14 8·7 11·12

Die Bindungsweise kann nun in verschiedener Art variieren. 1·2 kann sich an 1·9 und 3·4 an 12·4 anschließen.

Gewöhnliche *Oe. flavilaeta* besitzt nur ein einziges freies Paar, gebildet aus den Chromosomen 5·6, und einen 12er-Ring. Die *candicans*-Form läßt neben dem einen Bivalent öfters einen 4-gliedrigen Ring (Fig. 10e, 11c) erkennen, dessen Konstitution leicht zu erschließen ist:

P-gaudens ⟨5·6⟩ ⟨1·2 3·4 1·9 10·13 14·8 7·11 12·4
flavens ⟨5·6⟩ ⟨2·3 4·1⟩ 9·10 13·14 8·7 11·12

Die übrigen 9 Chromosomen sind im günstigsten Fall zu einer Kette vereinigt. Die Bildung des 4er-Rings kann unterbleiben, wenn sich 1·4 oder 3·4 an 12·4 anfügt oder wenn sich 1·2 an 1·9 ansezt. Von dem 4er-Ring können also übrig bleiben: 1·4 + 4·3 + 3·2 oder 4·3 + 3·2 + 2·1 oder 3·2 + 2·1 + 1·4. Dreigliedrige Ketten werden tatsächlich hin und wieder beobachtet, aber sie sind auch bei Anwesenheit des 4er-Rings zu finden, nämlich als abgesprengte Stücke der neuen Kette. Natürlich kann 2·3 sich durch Vermittlung von 1·2 oder von 3·4 auch an eine längere Kette anschließen, und dann bliebe von dem 4er-Ring nur noch ein offenes Paar übrig. Sehr auffallend ist aber die Tatsache, daß in etwa der gleichen Häufigkeit wie 4er-Ringe geschlossene 3er-Ringe gefunden werden (Fig. 10c, d; 11a). Sie treten nur auf, wenn kein 4er-Ring vorhanden ist: das freie Paar war dagegen einige Male neben dem Dreierring zu sehen (Fig. 10d, 11a). Die Bildung der 3er-Ringe, wie sie Cleland (1928, S. 556) schon für *Oe. Lamarckiana* tris. *oblonga* angibt, ist wohl nur durch die Annahme einer neueingetretenen Translokation zu erklären (vgl. z. B. Darlington 1929, S. 355; Cleland u. Oehlkers 1930, S. 93; Catcheside 1930, S. 478; Marquardt 1937, S. 189; Japha 1939, S. 346).

Wenn die Konfiguration der *candicans* richtig gedeutet ist, kann die abgeleitete Mutante in drei Formen aus unserer *Lam.* MPp-*cana* hervorgehen: als PP, als Pp und pp. Der Pollen der *cana* enthält ja P-*velans* und p-*velans*, und auch das 3·4-Chromosom des 8-chromosomigen Komplexes [1·2 + 1·y + 3·4]-*gaudens* kann sowohl P wie p besitzen. Die genauer analysierte *candicans* war zufällig eine PP-Form, die für die Erkennung des 3·4-Chromosomes in anderen Verbindungen besonders günstig war. Aus der Kreuzung der M-*Lam. cana* × *suaveolens* ging auch ein plumper ungetupfter Typus hervor, der von Renner (1940, S. 304, Nr. 1329) als p-*velutiflava candicans* angesprochen wurde, aber vermutlich doch eine *laeta* war. Fig. 9 zeigt den Blütenstand dieser Pflanze, der ganz der aus *Lam. candicans* × *suaveolens* gewonnenen P-*laetiflava candicans* gleicht, abgesehen von dem Fehlen der Tupfung, die bei der P-*laeta* so besonders auffällig war. Die durch Selbstbestäubung gewonnene Nachkommenschaft einer solchen p-*laetiflava candicans* (Nr. 23) bestand aus muttergleichen trisomischen Individuen und diploiden *lutescens*, die teilweise an p-*flavivelutina* erinnerten. Die „*pseudo-flavivelutina*" besitzt sicher mindestens einmal das Dublett 1·2 + 3 p 4 anstelle von 1·4 + 2·3, der 4er-Ring macht diesen Tausch ja möglich.

Eine „plumpe *cana*“ aus der Kreuzung *Oe. Lam. cana* × *Hookeri*, also wohl *Hookeri-laeta candicans*, lieferte in ihrer Nachkommenschaft (Nr. 24) 38 blasse Pflänzchen (*Hookeri* mit *Lamarckiana*-Plastiden) und 1 *cana* oder genauer *candicans*. 8-chromosomige Embryosäcke sind hier also selten.

Die aus gewöhnlicher *Oe. Lamarckiana* hervorgehende tris. *cana*, also auch die de Vriessche, hat wohl die Konstition [*gaudens* + 3 P 4] · *velans*. Sie unterscheidet sich von unserer tris. *candicans* also nur dadurch, daß sie 3 · 9 statt 1 · 9 besitzt. Aber mit 3 · 9 ist der m-*gaudens*-Komplex eben vollständig und lebensfähig, während er, wenn er 1 · 9 enthält, zur Ergänzung das 3 · 4-Chr. nötig hat.

Die aus m-*Lamarckiana cana* herausspaltende *opaca* von de Vries (vgl. oben) kann nach dem Mitgeteilten mit unserer *candicans* nicht ganz identisch sein, aber sie könnte doch recht ähnliche Konstitution haben, nämlich etwa [3 · 4 + 9 · 10 — 3 · 9] - *gaudens* · *velans*. Sie müßte dann 3 Paare bilden können, nämlich 1 · 2, 3 · 4 und 9 · 10, während die m-*cana* 2 Paare zu bilden vermag, 1 · 2 und 3 · 4. Auch unmittelbar aus *Oe. Lamarckiana* könnte der für *opaca* charakteristische Komplex entstehen, nämlich durch doppeltes gleichseitiges Nichttrennen:

velans: ⟨5 · 8 14 · 13 9 · 3 12 · 11 7 · 6⟩ ⟨1 · 2⟩
gaudens: ⟨ 8 · 14 13 · 10 10 · 9 3 · 4 4 · 12 11 · 7 6 · 5 ⟩ ⟨1 · 2⟩

3. Crossing over bei *Oe. Lamarckiana cana.*

a) Mp-*velans*.

In der Kreuzung *Oe. Lam. cana* × *suaveolens* (Nr. 18) wurde neben vielen mP- und mp-*velutiflava* eine Mp-*velutiflava* gefunden, die in der F_2 (Nr. 38) in zu erwartender Weise spaltete.

Die *velutiflava* bildet aus den Dubletten [1 · 4 + 2 · 3] von *flavens* und [1 · 2 + 3 · 4] von *velans* einen 4er-Ring, und weil normales *velans* in 3 · 4 den P-Faktor besitzt, entstehen in der F_2 drei Grundformen, nämlich Pp wie in der F_1, pp ohne Tupfen und ohne Kelchstreifen, PP mit besonders stark gefärbtem Kelch, plumpen Knospen und breiten, stumpfen Blättern (Renner 1925, S. 44). In der Mp-*flavivelutina* ist im 3 · 4-Chromosom M statt P enthalten, und der PP-Form der F_2 muß eine MM-Form entsprechen. Tatsächlich ist neben dem Mp-Typus, der der F_1 entspricht, und der mp-Form ein stark marginater, ungetupfter Typus vom Habitus der PP-*flavivelutina* zu unterscheiden. Die Kreuzung Mp-*flavivelutina* × PP-*albivelutina* brachte entsprechende Formen: neben der mP-*flavivelutina* aus [1 · 4 + 2 · 3] - *flavens* · P-*velans* entstand in analoger Weise zur PP-Form die MP-Form aus [1 · 2 + 3 M 4]-

flavens·P-*velans*. Die habituellen Eigenschaften, die zuerst bei der PP-*flavivelutina* gefunden wurden, sind zwar durch Gene bedingt, die in dem Dublett [1·2 + 3·4] liegen, aber nicht in dem 3-Ende, das P beherbergt. Das 1·2-Chromosom kann an den phänischen Merkmalen wohl nicht beteiligt sein, weil die in 1·2 homozygote *Lamarckiana* diese Eigenschaften nicht zeigt; also ist wohl das Mittelstück oder das 4-Ende von 3·4 maßgebend. — Ebenso ist Mp-*velans* in den Kreuzungen *Oe. Lam. cana* mit *Hookeri* (Nr. 11 und 12) und mit *albilaeta* (Nr. 9) beobachtet.

b) mP-*gaudens*.

Das Korrelat zu Mp-*velans* ist mP-*gaudens*, wenn crossing over zwischen 2M3 von *gaudens* und 3P4 von *velans* stattfand; ist 3p4, das ja in der MPp-*cana* auch vorkommt, der Partner, so kann *gaudens* sein M abstoßen, ohne dafür P einzutauschen. In der Kreuzung *Lam. cana* × *suaveolens* (Nr. 18) war nicht festzustellen, ob mp-*laeta* neben der sicher vorhandenen mp-*velutina* vertreten war. Dagegen ist mP-*gaudens* in einem Individuum von *Hookeri-laeta* sicher angetroffen worden, das durch stark roten Kelch auffiel. Die Aufzucht der F_2 (Nr. 37) bestätigte diese Annahme: neben reinen *Hookeri*-Pflanzen traten der Mutter gleichende immarginate *laeta* mit stark gefärbtem Kelch, also PP, auf. Eine einzelne mP-*Lamarckiana* aus selbstbestäubter *cana* (Nr. 7) zeigt, daß auch hier *gaudens* sein M verloren hat. Ob es dafür P oder p eingetauscht hat, läßt sich nicht entscheiden, da sowohl P- wie p-*velans* zur Befruchtung gelangen konnte. Dasselbe gilt für die vier mP-*Lamarckiana*, die Renner (S. 279) in der Nachkommenschaft einer selbstbestäubten *cana* fand. Ein andres Mal (Nr. 2) gab *Oe. Lam. cana* selbst neben *cana* und MP-*Lamarckiana* eine pm-*Lamarckiana*, die aus p-*velans* und mp-*gaudens* entstanden sein muß. Hier hat M-*gaudens* sein M an p-*velans* abgegeben.

4. Aus *Oe. Lamarckiana cana* abgeleitete Trisomische.

Dependens-artige Individuen werden in der Nachkommenschaft der *Oe. Lam. cana* verschiedentlich angetroffen. So entstand in der selbstbestäubten *Lam. cana* (Nr. 1) eine Mp-*Lam. dependens*. In der Kreuzung *Oe. Lam. cana* × *suaveolens* (Nr. 18) traten 5 *dependens*-artige Pflanzen auf, von denen 4 als *laeta* und 1 als *velutina* angesprochen wurden. Da die *dependens* (vgl. Renner 1940, S. 266) durch den Besitz des Chromosomes 3·y (vielleicht 3·9) charakterisiert ist, dieses aber in der *cana* überhaupt nicht zur Verfügung steht, muß wohl ein anderes Chromosom den *dependens*-Charakter bedingen. Es

könnte z. B. das Chromosom 1·y sein, das wenigstens das y-Ende gemeinsam mit 3·y besitzt und die gleiche phänotypische Wirkung zustandebringen könnte, wenn nicht vielleicht die Entstehung der „*dependens*" hier überhaupt komplizierterer Art ist.

Leicht verständlich ist dagegen das Auftreten von 2 MMP-*mira*-Individuen aus selbstbestäubter *Oe. Lam. cana* (Nr. 3). Wie der 8-chromosomige MP-*velans*-Komplex zustande kommen kann, hat Renner (1940, S. 281) beschrieben. Tritt zu diesem Komplex ein M-*gaudens*, so ist die MM-Form fertig. Es besteht kein Zweifel, daß es sich um die gleiche *mira*, wie die von Renner gefundene Mutante, handelte. Ihre Aufzucht in der F_2 (Nr. 37) erwies sich wie bei den früher aufgetretenen *mirae* als vollkommen konstant.

In der Kreuzung *Oe. Lam. cana* × *suaveolens* hatte schon Renner (1940, S. 283) zwei schmalblättrige *macilenta*-artige Individuen gefunden; über die tris. *macilenta* ist unten zu vergleichen. Die F_2 der P-Pflanze machte es sicher, daß *macilenta* vorlag (Nr. 48a). Es entstanden normale *velutiflava* als PP, pp und Pp, und zu etwa einem Drittel *velutiflava macilenta*. Dieselbe Form, vollkommen typisch, erschien ein zweites Mal in derselben Kreuzung (Nr. 13). Eine *macilenta* wurde auch in der Kreuzung *Oe. Lam. cana* × *Hookeri* beobachtet (Nr. 16). Bei Selbstbestäubung einer *Oe. Lam. cana* (Nr. 7) entstand ebenfalls eine *scintillans*-artige Pflanze. Die Unregelmäßigkeit der Meiose, die zur Bildung der *macilenta* führt, kommt also bei der *Oe. Lam. cana* ebenso wie bei der *Lam. dependens* immer wieder vor. Der *scintillans*-artige Typus in der Kreuzung *Oe. Lam. candicans* × *Hookeri* (Nr. 22) muß eine andere Zusammensetzung gehabt haben, da das für *macilenta* charakteristische Chromosom 2·3 hier nicht zur Verfügung steht.

5. Aus 14 chromosomiger *Oe. Lamarckiana* neuaufgetretene Trisomische.

Tabelle 1.

Nr.		normal	dependens	cana	mira
25.	MP-Lam. schmalbl. (aus cana) selbst	26	—	—	1
26.	MP-Lam. (aus Nr. 29) selbst	24	—	—	—
27.	m p-Lam. (aus cana × albilaeta) selbst	121	1	1	—
28.	mp-Lam. (aus Nr. 30) selbst	35	1	—	—
31.	Mp-Lam. (aus cana) selbst	148	1	—	—
32.	Mp-Lam. (aus Nr. 31) selbst	54	—	—	—
33.	Mp-Lam. (aus Nr. 31) × PP-albivelut.	57	—	1	—

Unter insgesamt 471 *Lamarckiana*-Pflanzen traten 3 *dependens*, 2 *cana*, 1 *mira* auf; *macilenta* wurde nicht gefunden. Die Entstehung von *dependens* und *cana* braucht nicht erörtert zu werden. Über die Entstehung der mut. *mira* ist so viel zu sagen. In der Nachkommenschaft

einer etwas schmalblättrigen und schwach getupften MP-*Lamarckiana*, die aus *Oe. Lam. cana* hervorgegangen war, trat neben 26 MP-*Lam.* eine unzweifelhafte MMP-*mira* auf, die sich bei Selbstbestäubung rein reproduzierte (Nr. 37). Ob die schmalblättrige Mutterpflanze 14 Chromosomen hatte, ist leider nicht untersucht worden, aber der Habitus war von der normalen nicht so weit verschieden, daß trisomische Konstitution wahrscheinlich gewesen wäre. Und dann muß der 8-chromosomige MP-*velans*-Komplex, der mit M-*gaudens* zusammen die *mira* liefert, durch doppeltes gleichseitiges Nichttrennen entstanden sein (vgl. Renner 1940, S. 292).

6. *Oe. Lamarckiana* tris. *macilenta*.

Die Analyse der von Renner gefundenen *Oe. Lamarckiana macilenta*, deren überzähliges Chromosom das 2 M 3 von M-*Lamarckiana* bzw. von *flectens* ist, wurde weitergeführt. Die Spaltung in normale *Lamarckiana* und *macilenta* wiederholte sich regelmäßig, nicht nur bei der P-Form (Nr. 38, 39, 40), sondern auch bei der p-Form (Nr. 48).

Schon die Kotyledonen (vgl. Renner 1940, Fig. 13) sind schmal zugespitzt und sehen ganz anders aus als die eiförmigen Keimblätter einer normalen *Oe. Lamarckiana*. Diese schmalen, lang zugespitzten Blätter sind auch weiterhin ein charakteristisches Merkmal für die *macilenta*. Die Rosettenblätter (Renner Fig. 10) sind etwas kürzer als die der *Lamarckiana*, besitzen aber nur drei Viertel der gewöhnlichen Breite (26 : 4,2 statt 30 : 5,5 cm). In den jungen Rosetten sind die Blätter am Grund meist pfirsichrot überlaufen[1]). Margination wurde aber nicht gefunden. Das Rot verschwindet im weiteren Verlauf des Wachstums wieder. Die Anthokyanbildung ist ebenso wie bei der Margination auf die Epidermis beschränkt, breitet sich hier aber über die ganze Oberfläche der Blattbasis aus; nur der Mittelnerv scheint meist weiß zu sein. Die Rosetten bilden stark verzweigte Blütentriebe, die aber an Höhe (etwa 90 cm) weit hinter der normalen *Oe. Lamarckiana* zurückbleiben. Oft bleibt der Haupttrieb im ersten Jahr stecken, und die Pflanze blüht nur aus seitlich an der Rosette gebildeten Nebensprossen. Die Knospen sind schlank, klein und auffällig rot gestreift (Fig. 12), die Kronblätter ziemlich klein (Fig. 4, c), das Hypanthium ist

1) De Vries (1929, S. 121 ff.) bespricht eine neue Mutante aus der *scintillans*-Gruppe, die er *persicaria* nennt. Sie wird wie die *macilenta* sehr früh erkannt und zeigt an den jungen Rosettenblättern eine ähnliche Rotfärbung am Blattgrund. Doch hat diese Färbung nichts mit dem M-Faktor zu tun, der in dem de Vriesschen Material gar nicht vorhanden ist.

auffällig kurz. Die Früchte enthalten bei Selbstbestäubung nur wenige große Samen und viel Pulver.

Das überzählige Chromosom der *Oe. Lamarckiana macilenta* wird bald an der 12er-Kette, bald am Paar hängend gefunden (Fig. 10, f, g). Alles das stimmt gut zu der Annahme, daß das überzählige Chromosom 2·3 ist. Wenn es sich mit dem Paar 1·2 verbindet, geschieht dies mit Hilfe des 2-Endes, wo es sich an die 12er-Kette ansetzt, ist das 3-Ende beteiligt. Die Verbindung von Paar und Kette durch das Extrachromosom geschieht von 2 im Paar zu 3 im Ring, der übrigens so gut wie immer geöffnet ist (Fig. 10, f). —

Kreuzungen der *Oe. Lam. macilenta* mit *albivelutina* lieferten sehr wenige große Samen (Nr. 42 und 43; 44 hat gar nicht gekeimt); mehr sind aus der Kreuzung mit *albilaeta* (Nr. 41) hervorgegangen. Die Eizellen enthalten also im wesentlichen *velans*, teilweise mit überzähligem Chromosom, und nur wenig *gaudens*. Die Verbindung mit *suaveolens* bestätigte diesen Befund; *velutiflava* ist häufiger als *laetiflava*, und das überzählige Chromosom gliedert sich öfter an *velans* als an *gaudens* an (Nr 47). Entsprechend sind die Ergebnisse der Kreuzung mit *Hookeri* (Nr. 45 und 46). Die *velutina macilenta* dieser Verbindung ist gescheckt, ist also wohl an sich blaß und wird erst durch Einimpfung von *Hookeri*-Plastiden ausgeheilt. Die Rosetten dieser letztgenannten Kreuzung besitzen etwas schmälere Blätter als die der *Lamarckiana macilenta*, mit glänzender Oberfläche. Die Blattränder sind leicht gezähnt. Der Blütenstand ist locker und verhältnismäßig großblütig.

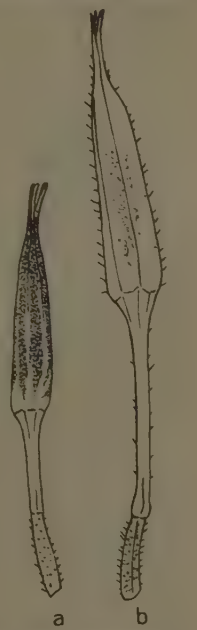


Fig. 12. Knospen von Oe. Lamarckiana typisch, rechts, und von Lam. macilenta, links. Nat. Gr.

Eine F_2 von *velutiflava macilenta* brachte mehr normale als *macilenta*-Nachkommen, dazu einige *cana*-artige Individuen (Nr. 48a). In der Diakinese schließt sich das überzählige Chromosom der *velutiflava macilenta* an den einen 4er-Ring an (Fig. 11, e), wie auch Renner an seinem Material ermittelt hat.

Crossing over.

In der Kreuzung *Oe. Lam. macilenta* × *Hookeri* (Nr. 46) fielen neben gewöhnlicher *laeta* zwei Individuen mit tiefrotem Kelch auf, die

jedenfalls P-*gaudens* besaßen. Die eine Pflanze wurde selbstbestäubt. Die F_2 bestand aus demselben *laeta*-Typus und normaler *Hookeri* (Nr. 49).

Das Korrelat p-*velans* wurde in einer p-*Lamarckiana* gefunden, die aus der Kreuzung *Oe. Lam. macilenta* × *albilaeta* entstand. *Velans* hatte also hier das P abgestoßen.

Wie in der *Oe. Lam. dependens* (vgl. Renner 1940, S. 290) ist in der trisomischen *Lamarckiana macilenta* crossing over der P-p-Gene häufiger als bei normaler *Lamarckiana*, bei der in vielen Jahren P-*gaudens* einmal und p-*velans* niemals beobachtet worden ist.

Abgeleitete Trisomische.

Die mut. *dependens*, die Renner in der Nachkommenschaft der *Lamarckiana macilenta* mehrmals angetroffen hat (1940, S. 285), ist auch weiterhin wieder abgespalten worden, sowohl in Selbstbestäubung wie in Kreuzungen mit *suaveolens* und besonders mit *albilaeta* (Nr. 39, 41, 47).

Im Sommer 1939 gingen aus der *Oe. Lam. macilenta* unter 110 Pflanzen insgesamt 10 *dependens* hervor (Nr. 39, 41). Diese Trisomische zeigt größte Ähnlichkeit mit der von Renner erwähnten unmittelbar aus *Oe. Lamarckiana* entstandenen *dependens* (R. 1940, Fig. 1). Die Blattflächen sind wie sonst bei der mut. *dependens* stark gebuckelt, die Kelche zeigen den in so charakteristischer Weise ausbleichenden Ring unterhalb der Zipfelspitzen, die Kronblätter sind rundlich (Fig. 4d). Die Stengel sind noch etwas schwächer und weniger verzweigt, und die Knickung der Stengelblätter ist schwach oder gar nicht angedeutet. Die Störung der Blattflächenentwicklung kommt wohl nur bei bestimmten genischen Kombinationen zustande, während die übrigen Charaktere immer ausgeprägt vorhanden sind. Die Diakinese der Mutante zeigt ein Paar und eine Kette, die oft mehr oder weniger zerbrochen ist; ein zweites Paar konnte nicht gefunden werden. Unsere Form verhält sich also wie die von Håkansson (1930, S. 16) untersuchte *Lam.* mut. *dependens*.

Auch *cana* könnte wohl aus *macilenta* hervorgehen. In der Nachkommenschaft von *Lamarckiana macilenta* wurde sie nicht beobachtet, dagegen in der von *flavivelutina macilenta* (Nr. 48a), vermutlich als [*flavens* + 3 · 4] · *velans* entstanden.

II. Trisomische Mutanten von *Oe. biennis* und ihren Bastarden.

Die Mutabilität der *Oe. biennis* ist wesentlich geringer als die der *Oe. Lamarckiana*, und Mutanten wurden dementsprechend auch erst später gefunden und beschrieben. De Vries kannte lange nur

die „Mutanten“ *cruciata*, *nanella* und *sulfurea* (vgl. 1915, Op. Coll. S. 11). Stomps fand ebenfalls *nanella* und dazu *semigigas*, *gigas* und *scintillans* (1912, 1914, 1925, 1928). Aus der Kreuzung *biennis semigigas* × *gigas* sah de Vries (1915, Op. Coll. S. 18) eine 15-chromosomige Form mit weißlichgrünen, weißnervigen Blättern hervorgehen, und zwar gleich in acht Individuen; einen Namen hat er der Mutante nicht gegeben. Auf demselben Weg und in dem Versuchsgarten von de Vries gewann van Overeem (1921, S. 94; 1923, S. 30 und Tafel XIV) 9 + 11 Pflanzen mit 15 Chromosomen und mattgrünen weißnervigen Blättern, deswegen *albinervis* genannt, und drei Individuen mit 16 Chr., die er als *latifolia* bezeichnet. Eine größere Zahl einfach trisomischer Abkömmlinge, die er zu den 15-chromosomigen Mutanten der *Oe. Lamarckiana* in Beziehung bringt und mit den gleichen Namen belegt, erhielt de Vries (1925) wieder aus *biennis semigigas*; eine Identifizierung der *albinervis* van Overeems hat er nicht versucht — vielleicht war es wahrscheinlich geworden, daß die 20 Individuen von „*albinervis*“ keinen einheitlichen Typus darstellten —, und Folgegenerationen seiner trisomischen *biennis*-Formen beschreibt er nicht. Dagegen hat van Overeem von einer *albinervis* eine zweite Generation aufgezogen, die aus 15 normalen *biennis*, 5 *albinervis* und 30 *biennis nanella* bestand (1922, S. 31). Ebenso hat Stomps (1928, S. 1410) von *scintillans* Folgegenerationen beobachtet, die aus normaler *biennis* und *scintillans* bestanden.

Fig. 13. Oe. biennis München rechts, und biennis scintillans, links. Aus 36/172. 14. August 1936. Phot. Renner.

Über vermutlich trisomische Pflanzen, die wie die *scintillans* von Stomps aus normaler *Oe. biennis* spontan hervorgegangen waren, be-

richtet Renner (1937, S. 214). Er nennt sie *scintillans*, *albida* und *oblonga*. Mit den beiden ersten beschäftigen sich die folgenden Abschnitte, und anhangsweise werden Trisomische aus zwei *biennis*-Bastarden, *albipercurva* und *rubivelutina*, behandelt.

Daß bei *Oe. biennis* ebenso wie bei *Oe. Lamarckiana* meiotische Verteilung der Chromosomen nach 8:6 nicht selten vorkommt, ist festgestellt. Cleland (1926, S. 139) findet 2—5% solcher Unregelmäßigkeiten, Ford (1936, S. 287) gar 17% non-disjunction; von diesen Störungen entfallen 3% auf den 6er-Ring, 14% auf den 8er-Ring. Wenn trotzdem Trisomische bei *Oe. biennis* so selten gefunden werden, müssen die abweichenden gonischen oder zygotischen Kombinationen geringe Lebensfähigkeit haben.

1. *Oe. biennis* tris. *scintillans*.

Aus Wildsamen von *Oe. biennis* Jena ging im Sommer 1935 neben zahlreichen normalen Pflanzen ein *scintillans*-artiger Abweicher hervor (Renner 1937, S. 207, 214, Nr. 709). Aus den eingesammelten Samen, die durch freie Bestäubung erzielt wurden, wuchsen unter 84 Pflanzen zu mehr als der Hälfte *scintillans*-Typen auf, und zwar vor allem von *biennis*, aber daneben auch von *albivelutina*, *albiflava* und *albipercurva*.

Unsere *Oe. biennis scintillans* ist eine niedere schlanke Pflanze von zierlichem Bau, wenig verzweigt (Fig. 13, 14a). Blätter kurz, schmal, lang zugespitzt, dunkelgrün, mit glatter glänzender Oberfläche und fast weißem Mittelnerv. Rosettenblätter durchschnittlich 21 cm lang, 3,5 cm breit, gegenüber 26:6 cm bei der Normalform (vgl. Fig. 18), Stengelblätter und Brakteen stark wellig, Blütenstand verlängert. Blüten klein (Fig. 19), Kronblätter 19 cm lang, 21 mm breit gegenüber 26:33 mm bei der Normalform, auf auffällig verkürztem Hypanthium (17 gegen 23 mm, Fig. 20). Antheren (Fig. 15) kurz, zierlich, mit wenig gutem, nicht durch Viscinfäden verbundenem Pollen. Narben groß und schon in der Knospenlage aus der Blüte hervorragend, weit gespreizt (Fig. 15), auch wenn sie bereits mit Pollen belegt sind. Früchte klein mit wenigen großen Samen, deren Keimgegehalt etwa 50% beträgt.

De Vries (1925, S. 648, 649) schildert die *biennis scintillans* als „eine durch die schmalen, dunkelgrünen, glänzenden Blätter auffallende Form". Weiter heißt es: „Antheren und Filamente von feinem Baue, sehr wenig Pollen. Narben lang und dünn. Früchte dünn, zylindrisch, arm an Samen". Nach dieser Beschreibung und nach den beigegebenen Abbildungen (Fig. 3 und 4) ist es sehr wahrscheinlich, daß es sich um die gleiche Mutation wie bei der *biennis* Jena handelt,

a b

Fig. 14. a Oe. biennis scintillans; b Oe. albivelutina scintillans. Beide aus 36/172, 8. Aug. 1936. Phot. Renner.

daß wir also berechtigt sind unsere Form als *scintillans* zu bezeichnen. Der Gesamthabitus der von de Vries in Fig. 4 abgebildeten Pflanze ist nicht normal, weil der Hauptgipfel „mißlungen war" (S. 648). Auch Stomps hat augenscheinlich denselben Typus vor sich gehabt, der „nur etwa halb so groß" ist wie die Normalform.

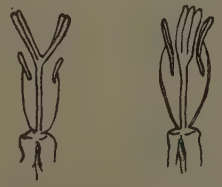


Fig. 15. Narben und Staubblätter von Oe. biennis, rechts normal, links scintillans. Nat. Gr.

Mit dem eignen, sehr spärlichen Pollen setzte *Oe. biennis scintillans* kaum Samen an (wie bei Stomps 1918). Daß taugliche Pollenkörner gebildet werden, zeigt die Kreuzung mit *biennis* München als Mutter (Nr. 55). Mit

Pollen von *biennis* München, von *Hookeri*, *Lamarckiana*, *suaveolens* waren ziemlich wenige keimfähige Samen zu erhalten, und die Nachkommenschaft spaltete immer in normale und *scintillans*-Formen (Nr. 51 bis 54). Die Zahlen sind in der folgenden Tabelle zusammengestellt.

Tabelle 2. Eizellen der *Oe. biennis scintillans* I und II.

Nr.	Vater	normal		8-chromosomig	
		albicans	rubens	albicans	rubens
51.	biennis	30	?	48	?
51.	biennis	37	?	47	?
52.	Hookeri	15	1	10	—
53.	Lamarckiana	34	2 + ?	31	3 + ?
53.	Lamarckiana	43	3 + ?	25	2 + ?
54.	suaveolens	39	—	19	—
54.	suaveolens	10	—	8	—
	zusammen	208	6+?	178	5+?
56.	albivelutina	23	49	7	1
57.	Hookeri	20	75	1	5 (1+4)
58.	suaveolens	4	28	—	—
	zusammen	47	152	8	6

Das ? in der Tabelle bedeutet, daß die betreffende Verbindung über das Vorkommen von *rubens* keinen Aufschluß gibt, weil die betreffenden Zygoten (*rubens · rubens* und *rubens · gaudens*) nicht leben. Die fraglichen Kombinationen können aber gar nicht häufig sein.

Oe. biennis scintillans I hat, wie die Tabelle nach den Protokollen Nr. 51—54 zeigt, ungefähr gleich viele normale und 8-chromosomige *albicans*-Embryosäcke und fast keine *rubens*-Eizellen[1]). Die Zuteilung des überzähligen Chromosoms erfolgt also nach dem Zufall, und *rubens* ist, wie bei den meisten *biennis*-Sippen, im weiblichen Geschlecht fast nicht aktiv; wie wir jetzt erfahren, auch dann nicht, wenn es ein überzähliges Chromosom erhält. Mit dem für *scintillans* charakteristischen Chromosom scheint *rubens* besonders schlecht lebensfähig zu sein. Eine *scintillans*-artige *rubata* ist in einem einzigen Individuum gefunden worden, als *Hookeri*-Verbindung, die anderen 15-chromosomigen *rubatae*, *rubens · velans* (Nr. 53, 56) und *rubens · h Hookeri* (Nr. 57), stellen einen ganz anderen, fast *lata*-artigen Typus dar mit stumpfen, heller grünen, matten Blättern; analysiert ist die Form nicht, nur daß sie 15 Chromosomen hat, ist festgestellt. Das Korrelat des auf diese Weise abgeänderten *rubens* muß ein 7-chromosomiges, aber wohl defektes *albicans* sein, das nie in der Nachkommenschaft in Erscheinung getreten ist.

Oe. biennis scintillans II hat ihr *rubens* aus *biennis* München erhalten. Normales *rubens* ist hier in den Embryosäcken viel häufiger

1) Stomps (1928) findet in der Kreuzung *biennis scintillans* × *biennis* einmal 47 normale und 12 *scintillans*, das zweite Mal 28 normale und 1 *scintillans*.

als *albicans*. Die Zahlen der Tabelle (Prot. Nr. 56—58) sind am ehesten unter der Annahme zu deuten, daß das überzählige Chromosom sich hier öfter an *albicans* als an *rubens* angliedert, daß 7-chromosomiges *rubens* dem 8-chromosomigen *albicans* besonders weit überlegen ist (152 gegen 8), und daß 7-chromosomiges *albicans* vor 8-chromosomigem *rubens* noch entschiedener im Vorteil ist. Die Zahlen der letzten Spalte sind ja so zu verstehen, daß nur ein einziges 8-chromosomiges *rubens* den 47 normalen *albicans* zugeordnet ist, während die fünf übrigen als Korrelat vermutlich defektes *albicans* haben. Aus diesen Verhältnissen dürfen wir wohl schließen, daß das überzählige Chromosom aus *rubens* stammt; das Verhalten der ursprünglichen *biennis scintillans* erlaubt keine Entscheidung in dieser Frage. — Ob Eliminierung des überzähligen Chromosoms häufig vorkommt, zu erfahren, wäre natürlich erwünscht.

Außer 14- und 15-chromosomigen Pflanzen wurden in der Nachkommenschaft der *Oe. biennis scintillans* einige Riesen gefunden, und zwar ohne jeden erkennbaren Einschlag des so charakteristischen *scintillans*-Typus. Eine Pflanze in der Kreuzung *biennis scient.* I × *biennis* München war eine Sektorialchimäre aus diploiden und tetraploiden Elementen, der Hauptsproß zum größeren Teil *gigas*, doch mit Zeilen diploider Blüten, und von den Seitensprossen drei tetraploid und zwei diploid. Hier war sicher ein normaler Embryosack von einem normalen *rubens*-Pollenkorn befruchtet und bei der Embryoentwicklung stellenweise die Chromosomenzahl verdoppelt worden, wie es bei *Oe.* (*atrovirens* × *biennis*) *pictirubata* öfter vorkommt (Renner 1939, S. 218 ff.). Für die in derselben Familie aufgetretene *hemigigas* ist als wahrscheinlichste Entstehungsweise die aus einem normalen *albicans*-Embryosack und einem diploiden [*albicans* + *rubens*]-Pollenkorn anzunehmen. Am merkwürdigsten sind zwei *hemigigas*-Individuen in der Kreuzung mit *Lamarckiana* als Vater. Sie hatten ausgesprochenen *albilaeta*-Typus, ungetupften Stengel und farblose, nicht rote Blattnerven. Ob sie zwei *albicans* und ein *gaudens* oder ein *albicans* und zwei *gaudens* enthielten, war nach dem Aussehen nicht zu entscheiden. Ein diploides [*gaudens* + *velans*]-Pollenkorn kommt nicht in Frage wegen des Fehlens der Tupfen; ein diploider [*albicans* + *rubens*]-Embryosack ebensowenig, weil die Chromosomenzahl 21, nicht 22 ist, womit auch die Weißnervigkeit und das Fehlen von *scintillans*-Merkmalen übereinstimmen; *rubivelutina lata* ist auch als *hemigigas*-Form eine ausgesprochene *lata* (Mitteilung von Prof. Renner; dasselbe beobachtet Catcheside bei einem *Lamarckiana*-Abkömmling, 1937, S. 574). Dann bleibt disperme

Befruchtung oder Aktivwerden von Spermazellen oder Eizellen, die nach der Reduktionsteilung diploid wurden.

Eine eingehende Beschreibung der *scintillans*-Bastarde *albiflava*, *albilaeta*, *albivelutina*, *albipercurva* erübrigt sich. Bemerkenswert ist, daß sie alle der *Oe. biennis scintillans* in der Tracht auffallend ähnlich sind — am wenigsten die *Hookeri-albata* — und farblose Nerven, kleine Blüten, kurze Hypanthien haben. Ein Vergleich der Rosettenblätter einiger Verbindungen (Fig. 18) zeigt das Wesentliche, ebenso die Abbildungen der blühenden Pflanzen

Fig. 16. Oe. (biennis scint. × Lam.) albilaeta scint., links, und albivelutina scint., rechts. Aus 39/354.

Fig. 17. Oe. (biennis scint. × Hookeri) albata, links normal, rechts scintillans. Aus 38/164.

(Fig. 14, 16, 17), der Kronblätter (Fig. 19, 28) und der Knospen (Fig. 20). Selbst ein so auffälliges Merkmal wie der gebogene Blütenstand der *percurvans*-Verbindungen ist bei Anwesenheit des überzähligen Chromosoms fast ganz verschwunden; statt dessen bildet sich eine niedere Pflanze mit steifem, lockerem Blütenstand (Fig. 31, rechts), die nicht viel anders aussieht als *biennis scintillans*.

Von *albipercurva scintillans* wurde eine zweite Generation aufgezogen, und zwar aus der Bestäubung mit dem Pollen der Normalform (Nr. 61). Die Normalform war hier viel häufiger als die trisomische (38 gegen 5), die den Muttertypus vollkommen reproduzierte. Die *scintillans*-Formen von *albilaeta* und *albivelutina* wurden nur miteinander gekreuzt.

Fig. 18. Rosetten- und untere Stengelblätter. a biennis normal; b bien. scint; c albivelutina scint.; d Hookeri-albata scint.; e albiflava scintillans.

Den Namen *scintillans* hat de Vries zuerst einer Mutante der *Oe. Lamarckiana* gegeben. In unseren Kulturen ist eine mit *Oe. Lam. scintillans* zu identifizierende Form als Abkömmling von *Oe. Lamarckiana* nie aufgetreten, aber wenn die *Oe. biennis scintillans* mit der ebenso benannten Mutante von *Oe. Lamarckiana* wirklich wesensgleich ist, muß es möglich sein, durch geeignete Kreuzungen die *Oe. Lam. scintillans* herzustellen. Wesensgleich könnten die beiden Mutanten dann sein, wenn

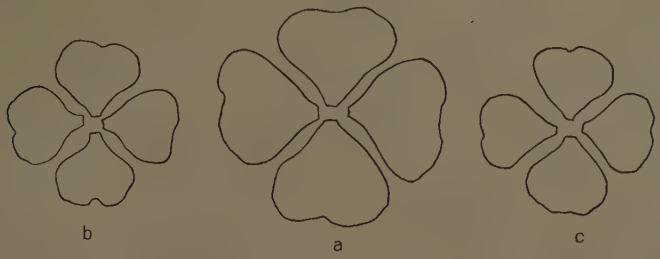


Fig. 19. Kronblätter von Oe. biennis. a normal; b incana; c scintillans. Auf $^2/_3$ verkl.

das überzählige Chromosom im einen Fall von *gaudens*, im andern von *rubens* stammt, weil die beiden Komplexe ja so gut wie identisch sind.

Um das 1·2-Chromosom von *rubens* kann es sich nicht handeln, weil das 8-chromosomige *albicans*, wie schon erwähnt, den Rotnervfaktor R nicht besitzt; ebenso scheidet 5·6 aus, weil dieses Chromosom nach Catcheside der mut. *lata* zukommt.

Die Kreuzung (*bien. scint.* × *Lam.*) *albilaeta scintillans* × *albivelutina* (Nr. 59) brachte neben 59 normalen *Lamarckiana* und 3 normalen *albivelutina* 5 *scintillans*-Individuen, allem Anschein nach *albivelutina scintillans*. Daraus ist zu entnehmen: das überzählige Chromosom schließt sich meistens an *albicans* an, und das 8-chromosomige *albicans* unterliegt gewöhnlich dem 7-chromosomigen *gaudens;* selten findet die Verteilung nach *albicans*: [*gaudens*+x·y] statt, und dieses 8-chromosomige *gaudens* ist nicht aktiv angetroffen worden. Die gesuchte *Lamarckiana scintillans* ließ sich deshalb auf diesem Weg nicht synthetisieren. — Das Verhalten von *gaudens* ähnelt augenscheinlich dem von *rubens* in der *Oe. biennis scintillans* II.

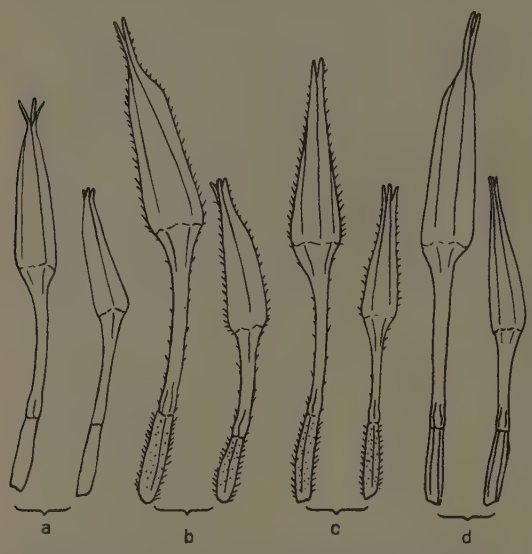


Fig. 20. Knospen von Oe. biennis und einigen Bastarden, links jeweils die Normalform, rechts die scintillans-Form. a biennis; b albivelutina; c Hookeri-albata; d albiflava. Nat. Gr.

In der Kreuzung *Oe.* (*bien. scint.* × *Lam.*) *albivelutina* × *albilaeta* (Nr. 60) erschienen neben 48 normalen *Lamarckiana* und 4 normalen *albilaeta* 2 *scintillans*-Rosetten, die zunächst für *albilaeta* gehalten wurden, und 4 bald blühende *Lamarckiana*(?)-Pflanzen von eigentümlichem Habitus. Wieder tritt also *albicans* gegenüber seinem Partner, hier *velans*, sehr zurück, und wieder findet die Verteilung vorzugsweise so statt, daß *albicans* 8 und *velans* 7 Chromosomen erhält.

Von den beiden mutmaßlichen *albilaeta-scintillans*-Rosetten kam die eine spät mit einem schwachen Hauptsproß zur Blüte. Der Stengel

erwies sich als getupft, und auch nach dem cytologischen Verhalten (vgl. unten) lag wohl eine *Lamarckiana* vor. Die Synthese der *Lamarckiana scintillans* ist also vielleicht geglückt, aber zur sicheren Entscheidung müssen natürlich Folgegenerationen aufgezogen werden.

Der andere, in vier blühenden Individuen gefundene trisomische *Lamarckiana(?)*-Typus ist zur Blütezeit sehr charakteristisch. Die Stengel sind nur wenig niedriger als die der normalen *Lamarckiana* gleicher Herkunft und reich verzweigt. Die Blätter sind ziemlich schmal, zungenförmig, die der Rosetten wenig bucklig, die am Stengel glatt. Der Blütenstand ist gestreckt, die Knospen liegen dem Stengel dicht an und sind lange Zeit grün, aber Stengel und Fruchtknoten zeigen eine grobe Tupfung, weil die rotgefärbten Gewebehöcker, die die größeren Haare tragen, etwas stärker entwickelt sind als bei der normalen *Lamarckiana*. Der Pollen ist recht schlecht ausgebildet und liefert bei Selbstbestäubung ziemlich wenige Samen. Was den Blütenstand betrifft, sieht unsere Pflanze den Abbildungen, die de Vries von *Oe. Lamarckiana scintillans* gibt (Mut. Th. I, S. 171, Fig. 47, und farbige Tafel 5), ziemlich ähnlich, aber die Rosette hat nicht die kleinen *scintillans*-Blätter, wie sie bei de Vries (1913, S. 258f., Fig. 105 und 106) abgebildet sind und wie wir sie von *Oe. biennis scintillans* und ihren Abkömmlingen kennen, sondern lang zungenförmige. Vermutlich handelt es sich also um eine neue sekundäre Mutante. Die Analyse ist in die Wege geleitet.

Diakinesekonfigurationen in den P.M.Z. der *scintillans*-Formen.

Oe. biennis scintillans I. Normale *Oe. biennis* bildet, wie seit lange bekannt, zwei Ringe von 6 bzw. 8 Gliedern. Durch das Hinzutreten des überzähligen Chromosoms wird nun der 8er-Ring gestört, während der 6er-Ring unverändert bleibt. Nicht selten tritt das überzählige Chromosom mit seinem Homologen zu einem offenen oder einem Ringpaar zusammen, daneben findet sich dann eine Kette aus 7 Chromosomen (Fig. 21 a—e, 22 a).

Oe. albilaeta scintillans wurde nicht untersucht, weil die Bindungsverhältnisse die gleichen sein werden wie bei *Oe. biennis scintillans*.

Oe. albivelutina scintillans. Ein geschlossenes Paar wurde hier nicht gefunden, sondern neben der für *albivelutina* charakteristischen offenen 14er-Kette ein Univalentes, oder eine 15er-Kette, oder Bruchstücke einer solchen, wie 4+11, 8+5+2 (Fig. 21 d—f). Wenn das überzählige Chromosom wirklich aus *rubens* und nicht aus *albicans*

stammt, ist dieser Befund leicht verständlich. Das Ausbleiben der Ringpaarbildung allein spricht aber noch nicht unbedingt dagegen, daß

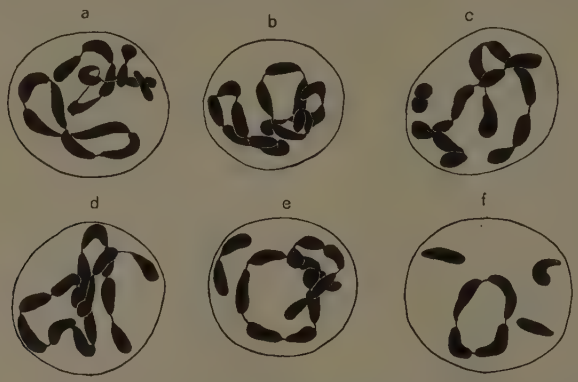


Fig. 21. Diakinesen. a—c biennis scintillans; in a und b 6er-Ring, in c 6er-Kette, dazu 7er-Kette und Ringpaar. d—f albivelutina scintillans; f mit 4er-Ring, unvollständig.

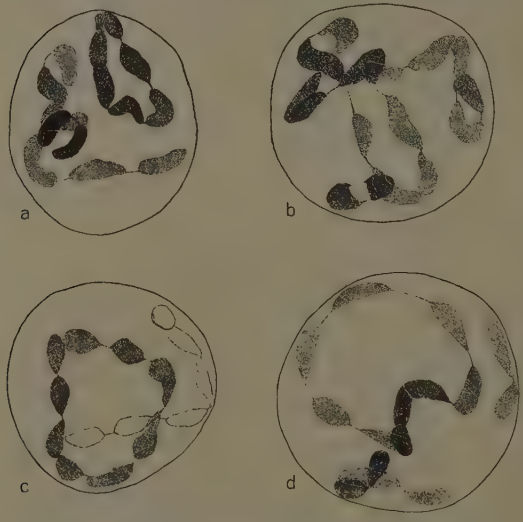


Fig. 22. Diakinesen. a biennis scintillans, 6er-Ring, 7er-Kette, offenes Paar; b biennis incana, 8er-Ring, 5er-Kette, Ringpaar; c albivelutina incana, 9er-Ring, 6er-Kette; d Hookeri-albata, 9er-Ring, 4er-Kette, offenes Paar. Aus 36/103.

in der *biennis scintillans* ein *albicans*-Chromosom verdoppelt ist. Wie selten Paarbildung in Trisomischen bei Vorhandensein großer Ringe gelingt, zeigen auch die Untersuchungen von Håkansson (1926, S. 273; 1928, S. 151 ff.; 1930, S. 21). In einigen Zellen schien ein 4er-Ring gebildet zu sein (Fig. 21 f); was er bedeuten könnte, ist noch nicht zu sagen.

Oe. albiflava scintillans. Auch hier wurde neben dem 1·4-Bivalent kein zweites Paar beobachtet, vielmehr hängt sich das überzählige Chromosom an die 12er-Kette an. Ebenso verhält sich *albipercurva scintillans.*

Oe. Lamarckiana scintillans? aus *albivelutina scintillans* × *albilaeta.* Die beiden Typen, der *Lamarckiana*-artige wie der *albilaeta*-ähnliche, haben 15 Chromosomen, und beide haben, wie bei *Lamarckiana* zu erwarten, lange, in dem vorhandenen Material nie ganz klare Chromosomenketten. Auch das eine freie Paar wurde mehrfach aufgefunden, niemals aber mit Bestimmtheit ein zweites.

Auf Grund dieser Untersuchungen war es noch nicht möglich, das *scintillans*-Chromosom zu bestimmen. Zusammen mit den züchterischen Erfahrungen darf es aber wohl als einigermaßen gesichert gelten, daß ein *rubens*-Chromosom, und zwar ein dem 8er-Ring der *Oe. biennis* angehöriges, verdoppelt ist.

2. *Oe. biennis* tris. *incana.*

In der Nachkommenschaft einer spontan bestäubten *Oe. biennis* Nidden trat im Sommer 1935 zum ersten Mal ein einzelner ursprünglich als *albida* bezeichneter Abweicher auf (Renner 1937, S. 207). Es handelte sich dabei zweifellos um eine trisomische Form, die mit der von de Vries (Mut.theorie I, S. 160) als *albida* beschriebenen Mutante von *Oe. Lamarckiana* den schwachen Wuchs und die blasse, graugrüne Farbe gemein hat. Nach eingehenden Vergleichen mit den von de Vries beschriebenen *biennis*-Mutanten schien die neue Trisomische aber am ehesten der mut. *cana* (de Vries 1925, S. 165, Fig. 6 u. 7, S. 160 u. 161) zu gleichen. Da nach den Feststellungen von Renner die *Lamarckiana cana* durch ein überzähliges 3·4-Chromosom charakterisiert ist, das in der *Oe. biennis* nicht vorkommt, kann die *biennis cana* mit der *Lamarckiana cana* nicht wesensgleich sein. Wir haben deshalb für die graugrüne *biennis*-Mutante einen neuen Namen gewählt, nämlich *incana*[1]). Ausgelegte Samen der *incana* ergaben im folgenden Sommer 54 Pflanzen vom Typus der mütterlichen Pflanze (Fig. 23) ohne eine einzige normale (R. Nr. 730). Da aber Pollen von verschiedenen Önotheren zur Bestäubung gelangt waren, fanden sich neben *biennis incana* auch schon *albivelutina incana* und *albiflava incana.* Alle drei Formen wurden gebeutelt. Der Pollen von *biennis incana* und *albiflava incana* war sehr spärlich, die beiden Formen wurden deshalb zur Sicherung der Samenbildung mit dem Pollen von *Oe. biennis* München bzw. von *Oe. suaveolens* belegt. Die in den beiden letzten Jahren untersuchten *incana* sind auf diese Formen und weitere Kreuzungen derselben zurückzuführen.

1) *Incanus* ist, ebenso wie *canus*, klassisch und bedeutet fast grau.

Die Keimlinge der *Oe. biennis incana* waren schon sehr früh als solche von den normalen zu unterscheiden. Sie waren lange klein und zart und mußten besonders gut überwacht werden, da sie an feuchten Tagen von *Botrytis* befallen wurden und dann leicht eingingen. Mitte Mai waren sie aber meist kräftig genug, um mit den übrigen Rosetten ins Freiland gebracht zu werden, wo sie dann gut gediehen und großenteils noch im gleichen Jahr zur Blüte kamen. Unter 142 in den beiden letzten

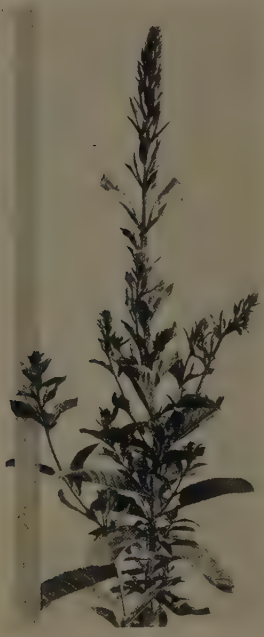


Fig. 23. Oe. biennis incana, 5. Aug. 1936. Phot. Renner.

Fig. 24. Oe. albivelutina incana, aus albiflava incana, 36/236. 8. Aug. 1936. Phot. Renner.

Sommern aufgezogenen Pflanzen (Nr. 62) befand sich nur ein Abweicher, der neben den *incana*-Merkmalen noch zwergigen Wuchs zeigte. Die erwachsenen Pflanzen der *incana* sind zierlich, schlank und wenig verzweigt (Fig. 23). Das Laub ist hellgraugrün, bucklig, die Mittelnerven sind fast farblos. Die Blätter sind beträchtlich kleiner als bei der Normalform, die der Rosetten (Fig. 25 rechts) am Grund stark gezähnt, wie das de Vries auch von einer *cana* be-

schreibt und abbildet (Fig. 6), die Stengelblätter nach oben zusammengefaltet. Der Blütenstand ist locker, gestreckt, die Blüten sind klein, der Blütenstaub sehr spärlich, kaum Viscinfäden bildend, wenig aktive, prall aufgeblasene Pollenkörner mit kleinen Keimporen enthaltend. Die Antheren sind dünn, viel kürzer als normal, die Fruchtknoten sind auffallend lang (Fig. 29), bis 4,5 mm länger als bei der normalen *Oe. biennis*, und enthalten zahlreichere Samenanlagen.

Fig. 25. Rosettenblätter von Oe. biennis normal, links, und biennis incana, rechts. 39/331.

Fig. 26. Rosettenblätter von Oe. albivelutina, rechts normal, links incana. Aus 39/332.

Die *Oe. biennis* Nidden führt in ihren Eizellen nur den *albicans*-Komplex; *rubens* wird allein im Pollen aktiv. Nach der Einkreuzung von *biennis* München, die etwa zu einem Drittel auch *rubens*-Eizellen hervorbringt, ist es verständlich, daß von nun an in der Nachkommenschaft der *Oe. biennis incana* II neben *albata*- auch *rubata*-Individuen in Erscheinung treten. Die Tabelle 3 gibt eine Übersicht.

Tabelle 3. Eizellen der *Oe. biennis incana* I und II.

Nr.	Vater	normal albicans	normal rubens	8. chromosomig albicans	8. chromosomig rubens
730.	biennis.....	—	?	54	?
62.	biennis.....	—	?	95	?
62.	biennis.....	—	?	46	?
	I zusammen	0	?	195	?
63.	albivelutina.....	—	10	9	—
64.	Hookeri.....	—	36	15	3
65.	Lamarckiana	1	65 + ?	76	2 + ?
	II. zusammen	1	111	100	5

Die Kreuzungen mit *Oe. albivelutina*, *Hookeri* und *Lamarckiana* zeigen, daß der *rubens*-Komplex sogar der häufigere sein kann. Weiterhin zeigen diese Verbindungen aber auch, daß das überzählige Chromosom

sich zwar allermeistens, aber doch nicht ohne Ausnahme, an *albicans* angliedert. Einerseits ist einmal eine normale *albivelutina* (Nr. 65; eine schwache *albilaeta* war fraglich) entstanden, andrerseits sind insgesamt fünf trisomische Pflanzen gefunden worden, die augenscheinlich das *incana*-Chromosom zusammen mit dem *rubens*-Komplex erhalten hatten (Nr. 64, 65).

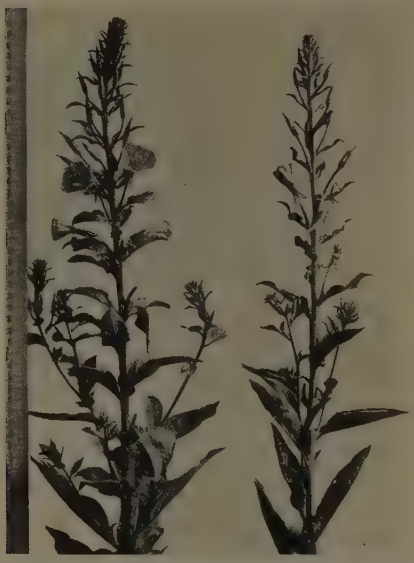


Fig. 27. Oe. (biennis incana × Lamarck.) albivelutina incana, rechts, und rubivelutina incana, links. Aus 39/332.

Die Erfahrung, daß sowohl normales *albicans* wie 8-chromosomiges *rubens* vorkommen, macht es wahrscheinlich, daß die mut. *incana* eines der *biennis*-Chromosomen doppelt enthält und nicht ein kompensierter Typus von der Art der *Oe. Lamarckiana* tris. *mira* ist (vgl. Renner 1940, S. 272) mit Verdoppelung zweier Chromosomenhälften, die in keinem Chromosom vereinigt vorkommen. Die Monomorphie rührt dann von der Eigenart der Chromosomenbindung her (vgl. unten).

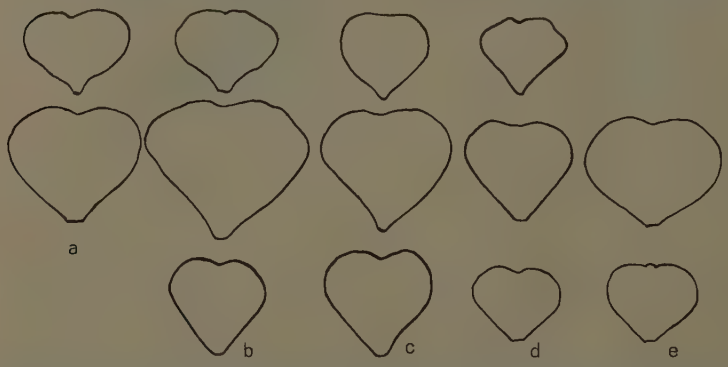


Fig. 28. Kronblätter. Obere Querreihe: scintillans; mittlere Reihe: normal; untere Reihe: incana. Senkrechte Reihen: a albilaeta; b albivelutina; c albiflava; d Hookeri-albata; e Hookeri-rubata. Auf $^2/_3$ verkl.

Die trisomischen Abkömmlinge der *Oe. biennis incana* aus den Kreuzungen mit *Oe. Lamarckiana, Hookeri, suaveolens* tragen die gleichen Züge zur Schau, die die trisomische Ausgangsform von der normalen unterscheiden. Allen sind gemeinsam die dünnen Stengel mit steil aufgerichteten Zweigen, die kleinen graugrünen Blätter, die lockeren Blütenstände, die kleinen Blüten (Fig. 28, 29), die auffällig verlängerten Fruchtknoten (Fig. 29).

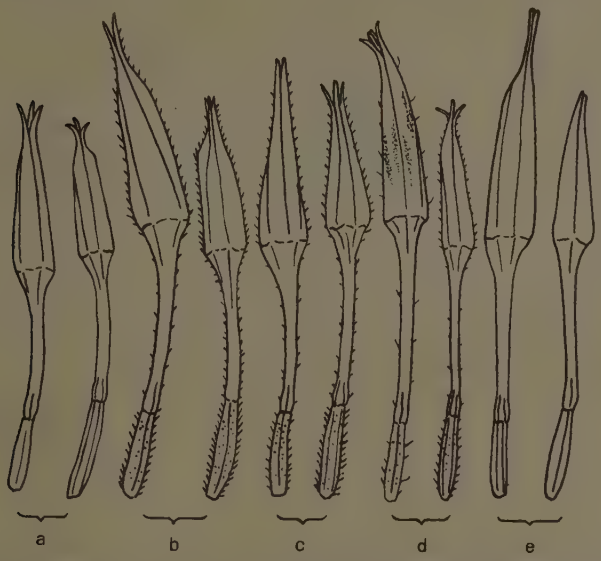


Fig. 29. Knospen von Oe. biennis und einigen Bastarden, links jeweils die normale, rechts die incana-Form. a biennis; b albivelutina; c Hookeri-albata; d Hookeri-rubata; e albiflava. Nat. Gr.

Oe. albivelutina incana (Fig. 24, 27 und 16) ist sehr dünnstenglig und schlank, erst über der Rosette verzweigt. Die Blätter (Fig. 26) sind graugrün, schmal; die Stengelblätter besitzen oft nach oben eingeschlagene, wellige Blattränder. Der Blütenstand ist langgestreckt, kleinblütig mit lockerer Tupfung, die auf den langen Fruchtknoten kaum sichtbar wird. Die schon in der Nachkommenschaft von spontan bestäubter *Oe. biennis* Nidden *incana* aufgetretene *albivelutina incana* zeigt das gleiche Äußere. Bei Selbstbestäubung (Nr. 69, 70) brachte sie neben wenigen Pflanzen vom eigenen Typ merkwürdige, schmalblättrige, zwergige Abweicher hervor, von denen nur einer zur Blüte kam, aber nicht analysiert wurde.

Oe. Hookeri-albata incana erinnert mit ihrem schlanken, hohen Wuchs durchaus an die Tracht der *Oe. albivelutina incana*. Der Rand der grauen, kleinen Stengelblätter ist eingeschlagen, bogig verkrümmt und schwach gezähnt.

Bei *Oe. albiflava incana* ist die Kleinheit der graugrünen, zugespitzten Blätter gegenüber denen der Normalform besonders auffallend, ebenso der lockere Blütenstand. Nach Selbstbestäubung (Nr. 66) brachte sie *albiflava incana* und gelbe, bald sterbende Sämlinge, wohl *lutescens* = *flavens* · *flavens*. Nach Bestäubung mit *suaveolens*-Pollen (Nr. 67) bestand die Nachkommenschaft wieder aus *albiflava incana* und normaler, diesmal lebensfähiger *lutescens*; eine *lutescens*-artige Pflanze schien trisomisch. Der bei der spontanen Bestäubung der *Oe. biennis incana* wirksam gewesene *flavens*-Pollen besaß augenscheinlich den Letalfaktor nicht mehr; da er *M* enthielt, stammte er vermutlich aus *M-rubiflava*.

Eine unverkennbare *albiflava incana* wurde auch als einziger Abweicher in einer Kreuzung *Oe. biennis cruciata* × *albiflava* gefunden (Nr. 72—74). Bei Selbstbestäubung (F_3) erzeugte sie nur den Muttertypus. Eine aus spontaner Bestäubung (F_2; darin auch die *albivelutina incana* der Fig. 24) entstandene *Hookeri-albata incana* hatte, wie die Kreuzung mit *Oe. Lamarckiana* zeigt (Nr. 79), mehr 7- als 8-chromosomige Embryosäcke, meist ^{h}*Hookeri*. Am bemerkenswertesten ist, daß auch hier normales *albicans* in geringer Zahl vorkommt, wie bei *Oe. biennis incana*. Ohne neue Translokation ist das nur möglich, wenn der 8-chromosomige Komplex der Mutante das gesamte *albicans*-Genom und dazu ein *rubens*-Chromosom enthält.

Die *Oe. rubivelutina incana* (Fig. 27 links) ist in ganz ähnlicher Weise wie die beschriebenen *albatae* abgeändert. Sie ist bedeutend schlanker als normale *rubivelutina*, überragt sie aber in der Blütezeit nur wenig an Höhe. Die Blätter zeigen zwar gegenüber den *albatae* die breitere und kürzere Form der *rubivelutina*-Blätter mit rötlichem Nerv, sind aber ebenfalls graugrün gefärbt und nach oben eingeschlagen. Der Blütenstand ist lockerblütig, die Tupfung fein punktförmig, die Fruchtknoten sind etwas verlängert.

Oe. Hookeri-rubata incana sieht der *rubivelutina incana* recht ähnlich (Knospe Fig. 29 d).

Um die phänotypische Wirkung des *incana*-Chromosoms an einer *Oe. Lamarckiana* beobachten zu können, wurde versucht, das überzählige Chromosom in zwei aufeinander folgenden Kreuzungen mit den beiden Komplexen der *Oe. Lamarckiana* zu verbinden. Eine *Oe. albivelutina incana*

wurde mit *albilaeta*-Pollen belegt (Nr. 71). Die Samen keimten zu etwa 50%. Von 93 Keimpflanzen konnten 59 ins Freiland gebracht werden; die restlichen gingen schon vorher ein. Unter den ausgepflanzten Rosetten befanden sich nur zwei, die ein 15tes Chromosom besaßen; alle übrigen waren normale *Lamarckiana*-Individuen, und *albicans*-Verbindungen traten in der Kreuzung nicht auf. Die beiden fraglichen Rosetten hatten Ende Juli noch keinen Blütensproß getrieben. Erst Ende August entwickelte eine der beiden Pflanzen einen schwachen Seitentrieb, der am Stengel eine deutliche Tupfung zeigte. Wenn nicht der P-Faktor durch crossing over von *velans* auf *albicans* übergegangen war, können die zwei Pflanzen der gewünschten *Oe. Lam. incana* entsprechen, weil *Oe. albilaeta* normalerweise nicht getupft ist. Eine gewisse Übereinstimmung in der äußeren Tracht mit der Mutante *cana* aus der *Lamarckiana* war nicht zu verkennen, doch waren die Blätter etwas spitzer und weniger bucklig. Der Fruchtknoten zeigte an den wenigen Blüten, die zur vollen Entwicklung kamen, keine Verlängerung, was gegen die *incana*-Natur des Typus spricht. Die Anordnung der Samenanlagen war nicht so regelmäßig wie sonst, eine Erscheinung, die in viel stärkerem Maße bei der *Oe. Lamarckiana cana* gefunden wird und noch ausführlicher behandelt werden soll. Alles in allem scheint es fast, als ob eine sekundäre Mutante, und nicht eine *incana* vorläge.

Diakinesekonfigurationen in den P.M.Z. der *incanae*.

Oe. biennis incana. Der 8er-Ring der normalen *Oe. biennis* ist in der Mutante *incana*, anders als in der mut. *scintillans*, ungestört erhalten. Daneben finden sich gewöhnlich eine 5er-Kette oder Bruchstücke derselben und ein Ringpaar (Fig. 22, b; 30, a—d). Das überzählige Chromosom besitzt also im 6er-Ring seinen Partner, mit dem es ein Paar bilden kann. Da dieses Chromosom bis auf die wenigen oben angeführten Ausnahmen mit *albicans* weitergegeben, in der Reduktionsteilung aber von seinem Partner getrennt wird, ist es wahrscheinlich, daß das *incana*-Chromosom aus *rubens* stammt, genauer gesagt, eines der drei *rubens*-Chromosomen aus dem 6er-Ring darstellt. Die regelmäßige Paarung der beiden Homologen ist wie bei *Oe.* Flp-*rubivelutina dependens* (vgl. Renner 1940, S. 287) wohl die Ursache für die sehr strenge Bindung des Extrachromosoms an den Komplex, der das betr. Chromosom sonst nicht besitzt, hier *albicans*.

Oe. albivelutina incana. Der 14er-Ring war, wie das von *albivelutina* bekannt ist, stets weit geöffnet und häufig in mehrere Stücke zerbrochen. Das überzählige Chromosom lag isoliert oder hing an

einem Ende der Kette (Fig. 30, h, i). In zwei Zellen wurde ein klarer 9er-Ring gefunden (Fig. 22, c, und 30, g). Falls nicht eine neue Translokation vorliegt, war der Ring durch eine Verbindung entstanden, die gerade das überzählige Chromosom zwischen den zwei freien Enden einer 8er-Kette geschaffen hatte. Die Bildung eines andersartigen Ringes als des ursprünglichen 14er-Ringes beweist, daß das überzählige Chromosom keinem der vorhandenen Chromosomen gleicht. Ringe mit einer ungeraden Anzahl von Chromosomen sind eine bei Önotheren bisher

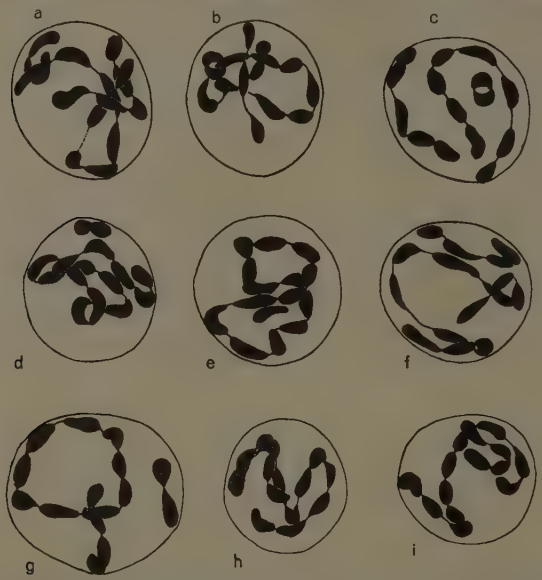


Fig. 30. Diakinesen. a—d biennis incana aus 38/171; in b und d 8er-Ring, in a. u. c 8er-Kette; ein freies Paar in allen vier Kernen. e—f Hookeri-albata incana aus 38/366; g—i albivelutina incana aus 38/174; in g ein 9er-Ring, in h eine 15er-Kette.

recht ungewöhnliche Erscheinung. Håkansson (1926, S. 269), der bei *Oe. Lamarckiana* tris. *dependens* 13er-Ringe gefunden zu haben meinte, widerruft später (1930, S. 16) diese Beobachtung. Durch Verdoppelung eines Ringchromosoms kann ja kein geschlossener Ring mit einer um 1 vermehrten Gliederzahl entstehen, nur ein Chromosom mit einer anderen Endenkombination als den im Ring vorhandenen kann den Schluß herbeiführen.

Oe. albiflava incana. Da *rubens* nur das 5·6-Chromosom mit *flavens* gemeinsam besitzt, war zu erwarten, daß in der *incana-*

Mutante der *albiflava* neben dem einen Paar kein weiteres entsteht. Die Untersuchungen zeigten auch in der Tat kein Paar außer dem 1·4-Bivalent. Das *incana*-Chromosom hing am geöffneten 12er-Ring oder einem seiner Bruchstücke, wenn es nicht isoliert lag.

Oe. Hookeri-albata incana. Die Verbindung *albicans*·^{h}*Hookeri* besitzt ebenso wie die *Oe. albivelutina* einen 14er-Ring. *Velans* unterscheidet sich von ^{h}*Hookeri* nur durch die eine zwischen den Chromosomen 5·6 und 7·8 aufgetretene reziproke Translokation. Die Bildung eines Paares war nicht zu erwarten und wurde auch nicht gefunden. Das überzählige Chromosom hing an der offenen Kette oder lag neben dem Ring (Fig. 30e, f). In einem einzigen Fall war es aber wieder in einen Ring als neuntes Glied eingefügt (Fig. 22d).

Oe. Hookeri-rubata incana. Die Verbindung stellt mit drei Individuen jenen Ausnahmefall dar, wo das überzählige Chromosom nicht *albicans*, sondern *rubens* zugeteilt wurde. Das überzählige Chromosom hätte in dieser Verbindung einen Partner besitzen müssen. Obwohl eine größere Zahl von Präparaten sorgfältig daraufhin geprüft wurde, konnte kein einziges Mal mit Sicherheit ein drittes Paar neben den beiden, die normalerweise auftreten (zweimal 1·2 und zweimal 5·6), gefunden werden. Dies widersprach den Erwartungen. Die beobachteten Diakinesestadien waren meist stark gestört. Längere Ketten waren selten, dagegen sah man häufig isolierte Chromosomen; selbst die beiden Paare wurden nicht so oft gefunden, wie erwartet werden sollte. Warum in diesem Falle die Bildung eines weiteren Paares unterblieb, ist vorläufig ebensowenig wie bei *dependens* zu sagen. Am leichtesten wäre der cytologische Befund zu verstehen, wenn die *rubata* keine echte *incana*, sondern eine abgeleitete Mutante wäre.

Oe. Lamarckiana incana (?) aus *albivelutina incana* × *albilaeta* gewonnen. Von dem einzigen schwachen Seitenast, der erst Anfang September zur Blüte kam, wurden Knospen im Freiland zu wiederholten Malen fixiert. Von dem so gewonnenen Material konnten nur wenige klare Diakinesebilder erhalten werden. Immerhin ergaben diese Bilder mit Sicherheit, daß eine *Lamarckiana* und keine *albilaeta* vorliegt. Die 12er-Kette war öfters zum Ring geschlossen. Daneben war einige Male ein Bivalent und ein isoliertes Chromosom zu erkennen. Nur in einer Pollenmutterzelle wurden 2 Paare gefunden. Es ist also wahrscheinlich, daß das *incana*-Chromosom im 12er-Ring, und zwar in dem *gaudens*-Anteil, einen Partner besitzt, meist aber nicht imstande ist, ihn aus dem Verband des Ringes herauszulösen.

Da die Chromosomenbezifferung für die Komplexe der *Oe. biennis* noch nicht endgültig feststeht, war es verlockend, mit Hilfe der an *Oe. biennis* tris. *incana* gemachten Beobachtungen eine Entscheidung zu versuchen. Für *albicans* hat Renner (1938, S. 320) zwei Varianten abgeleitet, nämlich:

$$1\cdot4 \quad 6\cdot10 \quad 7\cdot14 \quad 9\cdot8 \quad 13\cdot12 \quad \begin{cases} 2\cdot5 & 3\cdot11 \\ 2\cdot11 & 3\cdot5 \end{cases},$$

für *rubens* vier, nämlich

$$1\cdot2 \quad 5\cdot6 \quad 7\cdot11 \quad 8\cdot14 \quad \begin{cases} 10\cdot4 & \begin{cases} 3\cdot13 & 9\cdot12 \\ 3\cdot12 & 9\cdot13 \end{cases} \\ 10\cdot12 & \begin{cases} 3\cdot9 & 4\cdot13 \\ 3\cdot13 & 4\cdot9 \end{cases} \end{cases}$$

Das aus *rubens* stammende Extrachromosom der *Oe. biennis* tris. *incana* ist nun so beschaffen, daß es in den Verbindungen *albivelutina* und *Hookeri-albata* einen 9-gliedrigen Ring zu schließen vermag. Wenn *albicans* die Chromosomen 2·5 und 3·11 erhält, gibt es unter den Chromosomen von *rubens* keines, das dieser Forderung gerecht wird. Also muß *albicans* 2·11 und 3·5 zugeteilt erhalten. Und dann gibt es nur ein *rubens*-Chr., das die beiden 9er-Ringe zu bilden vermag, nämlich 3·13. Damit die Bindung mit *albicans* einen 8- und einen 6-gliederigen Ring ergibt, müssen zu 3·13 noch 10·12 und 4·9 gehören. Und dann liegt 3·13 im 6er-Ring:

albicans: $\langle$ 1·4 9·8 14·7 11·2 $\rangle$ $\langle$ 6·10 12·13 3·5 $\rangle$
rubens: $\langle$ 4·9 8·14 7·11 2·1 $\rangle$ $\langle$ 10·12 13·3 5·6 $\rangle$

albicans + 3·13: $\langle$ 3·13 14·7 6·10 9·8 5·3 $\rangle$ 4·1 2·11 12·13
velans: $\langle$ 13·14 7·6 10·9 8·5 $\rangle$ 3·4 1·2 11·12

albicans + 3·13: $\langle$ 3·13 14·7 8·9 10·6 5·3 $\rangle$ 4·1 2·11 12·13
^{h}Hookeri: $\langle$ 13·14 7·8 9·10 6·5 $\rangle$ 3·4 1·2 11·12

Durch die Ermittlung der Formeln von *albicans* und *rubens* wird auch die von *curvans* (in *Oe. muricata*) bestimmt, und zwar als

$$1\cdot11 \quad 3\cdot2 \quad 5\cdot4 \quad 6\cdot12 \quad 7\cdot14 \quad 9\cdot8 \quad 10\cdot13.$$

In dem Bezifferungssystem von Renner wären also durch die Befunde an der *Oe. biennis* tris. *incana* die Formeln der drei wichtigen Komplexe *albicans*, *rubens* und *curvans* festgelegt. Aber wie Renner (1940, S. 266) angibt, kommen seine sämtlichen Varianten für *rubens* mit älteren Festsetzungen der amerikanischen Autoren in Konflikt. Renner hat selbst in seiner letzten Mitteilung für *rubens* eine von Emerson gewählte Formel verwendet, in der das Chromosom 3·13 nicht vorkommt, und er hat als das für *Oe. Lamarckiana* tris. *dependens* charakteristische Chromosom 3·y, vielleicht 3·9, ermittelt, also ein Chr., das dasselbe 3-Ende besitzt, das unserem *incana*-Chromosom 3·13 zukommen soll. Die Identifizierung von 3 in dem Extrachromosom der tris. *dependens* ist sicher, und damit fällt die Bestimmung des *incana*-Chromosoms als 3·13. Aber prinzipiell ist der vorgetragene Versuch der Auswertung eines überzähligen Chromosoms wohl nicht ohne Wert, und vielleicht können die Erfahrungen an *Oe. biennis incana* wirklich noch einmal etwas zu der endgültigen Bezifferung der *biennis*-Komplexe beitragen.

4. *Oe.* Flp-*rubivelutina* und ihre mut. *dependens*.

Eine Flp-*rubivelutina* verhält sich inbezug auf ihre Nachkommenschaft besonders auffällig. Sie bringt nämlich regelmäßig mehr *dependens*-Mutanten als normale Pflanzen hervor (48:20; Renner 1940,

S. 286). Bisher wurde noch keine 14-chromosomige Form gefunden, die nur in annähernd gleicher Häufigkeit Trisomische erzeugt hätte. Die abgespaltene *dependens* ist weiterhin so gut wie konstant. An fixiert vorhandenem Material, das Herr H. Döhler hätte bearbeiten sollen, wurde die Verteilung der Chromosomen bei der Reduktionsteilung im Pollen der 14-chromosomigen Form untersucht. 159 Anaphasen wurden ausgezählt. Unter diesen befanden sich 22 Zellen mit der Verteilung 8:6. Das sind 13,8% aller Teilungen, also weniger als man bei dem anomalen züchterischen Verhalten der Form erwarten möchte; ähnliche Häufigkeit von Nichttrennen ist ja auch sonst schon gefunden. Da Pollenkörner mit mehr als 7 Chromosomen aber nur ganz selten, wenn überhaupt, zur Bestäubung gelangen, bleibt Nichttrennen im Pollen ohne Bedeutung für die Folgegenerationen. Wichtiger sind die entsprechenden Teilungen in den Samenanlagen, von denen noch zu berichten sein wird.

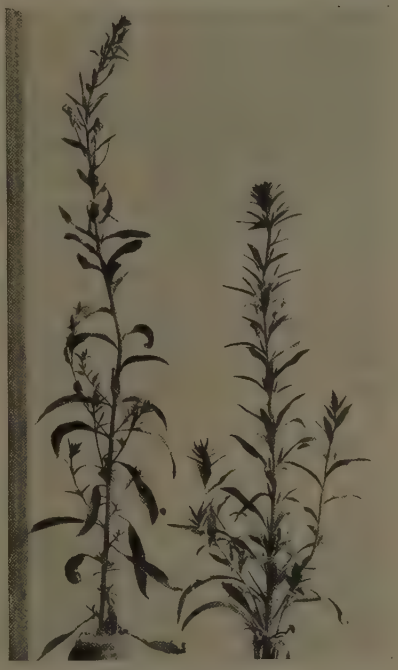


Fig. 31. Oe. (albipercurva serpentina × biennis) biennis serpentina, links, und Oe. (biennis scintillans × ammophila) albipercurva scintillans, rechts. 17. Aug. 1938.

3. *Oe. albipercurva* tris. *serpentina.*

Unter den aus Wildsamen gewonnenen Nachkommen eines Spontanbastards *Oe. (biennis* × *ammophila)* P-*albipercurva* von Jüterbog fand sich ein Abweicher mit *scintillans*-artigen, schmalen glänzenden Blättern, aber dünnem, hohem, unverzweigtem, von unten bis oben geschlängeltem Stengel (Renner 1937, S. 196, Fig. 7), also von *albipercurva scintillans* weit verschieden. Der Pollen ist spärlich und wohl größtenteils schlecht. Wie spontane und kontrollierte Bestäubungen zeigen (Nr. 75—77), sind die Eizellen zum größeren Teil normal, zum kleineren vererben sie den Mutationscharakter. Alle beobachteten Verbindungen:

albipercurva, *albiflava*, *albirubata* (Fig. 31) haben die gleichen schlängelig verkrümmten Stengel, und als Name ist deswegen *serpentina* gewählt worden. Das überzählige Chromosom stammt wohl von *percurvans;* den Tupfenfaktor P enthält es nicht, aber vielleicht den Nickfaktor Perc.

Die *albiflava serpentina* hat ganz sterilen Pollen und auch sehr wenige taugliche Samenanlagen; das überzählige Chromosom kann sich auch an *flavens* angliedern (Nr. 78—80). Die *biennis serpentina*, die mit der *biennis* die roten Nerven gemein hat, ihr aber sonst ganz unähnlich ist (Fig. 31), ist noch nicht weiter geprüft.

III. Allgemeines über die behandelten Trisomischen.

1. Wuchs, Blütengröße, Fruchtbarkeit.

All den hier genauer analysierten 15-chromosomigen Mutanten ist das genetische Ungleichgewicht sowohl im Wuchs als auch vor allem bei der Ausbildung der Früchte und Samen anzumerken. Irgendwie ist der Stengelwuchs immer geschwächt. Meistens sind die Stengel dünner, niedriger und weniger verzweigt als bei der Normalform; *Lamarckiana cana* ist zwar hoch und schlank, aber dafür recht dünnstenglig, bei *Lamarckiana candicans* sind die Stengel ziemlich dick, dafür besonders niedrig. Bei *Oe. Lamarckiana cana* und *candicans* werden immer die ersten Knospen abgeworfen, d. h. sie vertrocknen in noch recht unentwickeltem Zustand. Die Blüten sind immer kleiner als bei den Normalformen; man vergleiche besonders die Knospen und die Kronblätter der *biennis*-Mutanten mit denen der normalen (Fig. 19, 20, 28, 29). Die Antheren der *biennis scintillans* sind winzig im Vergleich mit denen normaler *biennis* (Fig. 23).

Der Pollen ist meist spärlich, der Samenansatz in den kleinen Früchten schlecht, auch bei spontaner Bestäubung, die ja die besten Früchte zu liefern pflegt. Bei *Oe. Lamarckiana macilenta* z. B. entstehen in einer Frucht kaum mehr als 10 gute Samen. Abgesehen von der gutwüchsigen *mira* zeigt nur noch die neue aus *albivelutina scintillans* × *albilaeta* gewonnene Form (Nr. 60) ein harmonisches Wachstum und verhältnismäßig guten Fruchtansatz.

2. Samen und Samenanlagen.

Bei *Oe. Lamarckiana cana* und *candicans* fiel beim Abnehmen der Fruchtknotenwandung sofort die ungewöhliche Lagerung der Samenanlagen auf (Fig. 32). Eine Hypertrophie der Placenta bewirkte außerdem eine nicht unbeträchtliche Vermehrung der Samenanlagen. So

besaß z. B. *cana* in einem Fruchtknoten 861 Samenanlagen, *candicans* 720, während der Fruchtknoten einer 14-chromosomigen *Lamarckiana* nur 564 Samenanlagen enthielt. Teilweise sind die Samenanlagen aus ihrer normalen Stellung so herausgedreht, daß sie sich gegenseitig mit ihren mikropylaren Enden überdecken, an denen die Integumente oft langschwänzig ausgezogen sind. Zwischen der Mikropyle und dem Funikulus spannt sich oft ein breiter Integumentmantel aus. Die Mikropyle ist dazu oft recht beträchtlich aus der Richtung des Funikulus abgedrängt (Fig. 33). Die Samenanlagen stoßen im weiteren Verlauf ihres Wachstums an der Fruchtknotenwandung an, während diese normalerweise kaum berührt wird. Infolge des Druckes kommt es dann leicht zu einer Knickung im Nucellus (Fig. 33). Neben diesen Samenanlagen sind stets auch einige unfertige Entwicklungszustände anzutreffen, bei denen der Nucellus noch nicht von den Integumenten umschlossen wird.

Fig. 32. Freigelegte Samenanlagen im Fruchtknoten, links von Oe. Lamarckiana normal, rechts von Oe. Lam. tris. cana.

Hypertrophien an Samenanlagen sind von Håkansson (1928, S. 159) an der Mutante *lata* gefunden worden; die Wucherung beschränkt sich hier aber auf wenige Zellen in der Umgebung des sporogenen Kernes. Sogenannte Pfropfennucelli beschreibt Rudloff (1933, S. 147) an *Oe. cruciata;* weiterhin (1933, S. 153) erwähnt er Hypertrophie der Samenanlage bei *Oe. Hookeri*, doch ohne Wucherung der Integumente. Störungen, die die ganze Samenanlage betreffen, sind bisher nur an *cana* und *candicans* in so auffälliger Weise beobachtet worden. Andeutungen in der gleichen Richtung finden sich auch bei der aus der *Oe. biennis incana* gewonnenen *Lamarckiana incana*.

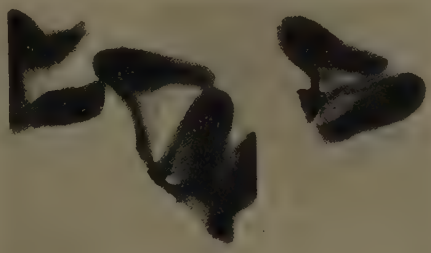


Fig. 33. Samenanlagen von Oe. Lamarckiana cana, teilweise verbildet.

Dem geringen Samenansatz entspricht die kleine Zahl von normal entwickelten Embryosäcken. Die Reduktionsteilung der E.M.Z.

wird normal durchgeführt. Dann treten wieder Entwicklungshemmungen in allen Stadien auf. Trotzdem gelangen aber bei *Lam. candicans* eine relativ große Anzahl Gonen zur Embryosackbildung. In einem Fruchtknoten wurden 140 Embryosäcke gezählt. Auf diesem Stadium gehen etwa noch zwei Drittel der Embryosäcke zugrunde. Der Zerfall beginnt meistens in den Synergiden. Das Plasma schrumpft und hält das Eisenhämatoxylin stark fest. Schließlich degenerieren die vier Kerne, zuletzt der sekundäre Embryosackkern. Weidner-Rauh (1939, S. 429) hat ähnliche Bilder in ihrem Material als Fixierungsergebnis gedeutet. Das dürfte bei *Oe. Lam. candicans* nicht zutreffen. Neben den geschrumpften, schwärzlichen Massen, die aber noch deutlich erkennen lassen, daß es sich um fertige Embryosäcke handelt, finden sich normale Embryosäcke, deren Zellen keine Spur von Schädigung aufweisen. Ein Absterben auf so spätem Entwicklungsstadium ist bisher bei Önotheren unbekannt geblieben. Håkansson (1924) beschreibt ähnliche Beobachtungen aus der verwandten Gattung *Epilobium*.

Bei *Oe. Lam.* tris. *cana* wurden in einem Fruchtknoten 63 gut entwickelte und in etwa der gleichen Anzahl schlechte Embryosäcke ausgezählt. Die letzteren zeigten öfters Gonenkonkurrenz. Die Embryosäcke degenerieren teilweise in fertigem Zustand genau wie bei der Mutante *candicans*. Anfänge von Plasmaschwärzung waren auch schon bei sonst gesund aussehenden Embryosäcken zu sehen. Es war daher nicht immer leicht zu entscheiden, ob ein Embryosack noch befruchtet werden konnte oder bereits im Zerfall begriffen war. Wahrscheinlich ist die Zahl der schlechten Embryosäcke noch etwas höher als sie hier angegeben ist. Dem entspricht auch der durchschnittliche Gehalt von 44 Samen in einer Frucht mit einem Keimungsprozentsatz von 30% und viel weniger. Neben dem Zerfall von fertigen Embryosäcken sind Hemmungen vor allem auf dem 4 Gonen-Stadium und im zweikernigen Embryosack zu beobachten.

Während bei den Mutanten *Lam. cana* und *candicans* die Zahl der Samenanlagen gegenüber der normalen *Lamarckiana* wesentlich erhöht ist, wird bei der ebenfalls trisomischen *Lam. macilenta* kein Unterschied festgestellt. Fruchtknoten von Knospen, die gerade vor dem Aufblühen stehen, zeigen selten einen fertigen Embryosack. Es ist daher nötig, Fruchtknoten von offenen Blüten zu untersuchen, um ein Bild von den wirklichen Zahlenverhältnissen zwischen fertigen Embryosäcken und gehemmten Entwicklungsstadien zu bekommen. In dem Fruchtknoten einer p-*Lam. macilenta* befanden sich sieben 4-kernige Embryosäcke und noch weitere fünf Embryosäcke von abnormalem

Aussehen, dazu etwa 80 Samenanlagen, in denen die bevorzugte Gone bis zum ein- oder zweikernigen Stadium herangewachsen war. Das entspricht also ganz gut der Ausbildung von etwa 8—10 großen (hell rötlich-braunen) Samen in einer Frucht. Gonenkonkurrenz wurde nur ausnahmsweise beobachtet. Alle übrigen Samenanlagen stellten bereits früher ihre Entwicklung ein. Zerdrückte Zellen im Innern jeder Samenanlage bewiesen aber, daß stets eine E. M. Z. angelegt wird. Die Zahlenverhältnisse schwanken in den einzelnen Fruchtknoten. Sie sind stark von äußeren Bedingungen abhängig. Ein Mitte September fixierter Fruchtknoten von einem bereits abgeblühten Blütenstand besaß noch nicht einen fertig entwickelten Embryosack. Daß die Embryosackentwicklung bei Trisomischen besonders variabel ist, ist leicht verständlich, da sogar normale 14-chromosomige Önotheren oft stark gestörte Zahlenverhältnisse selbst in günstigerer Jahreszeit aufweisen, wie *Oe. muricata* (Rudloff 1933, S. 145).

Die im Pollen der *Oe.* Fl p-*rubivelutina* beobachtete Unregelmäßigkeit in der Verteilung der 14 Chromosomen wird durch die Beobachtungen während der Reduktionsteilung der E. M. Z. erweitert. Eigentlich sollte man erwarten, daß Störungen bei der Embryosackentwicklung nicht häufiger angetroffen werden als in den Antheren (Weidner-Rauh 1939, S. 469; Rudloff und Schmidt 1933, S. 143), da die E. M Z. fester in den Zellverband eingefügt ist als die P. M. Z. *Oe.* Fl p-*rubivelutina* verhält sich gerade umgekehrt. Unter 26 deutlich auszählbaren Interkinesestadien sind 11 Teilungen nach 8 : 6 beobachtet worden. Das sind 42,3%. Håkansson findet auch bei einer *Oe. fallax* (= *rubivelutina*; von der gewöhnlichen Konstitution, mit P und fl) gelegentlich eine Teilung nach 8 : 6 in der Embryosackmutterzelle (1928, S. 158).

Wie aus den Kreuzungsergebnissen von H. Döhler (vgl. Renner 1940, S. 286) hervorgeht, ist *rubens* der bevorzugte Komplex. Der Pollen enthält nur *rubens*, und auch die Eizellen besitzen in weitaus der Mehrzahl der Fälle *rubens*. Eine Kreuzung mit *suaveolens* erbrachte neben 203 *rubiflava* nur 11 *velutiflava*, die teilweise *dependens* waren. Aus dieser und weiteren Verbindungen geht hervor, daß *rubens* normal bleibt, *velans* dagegen öfters das überzählige Chromosom erhält. In den Makrosporen beträgt die Teilung nach 8 : 6 fast 50%. Dies würde bedeuten, wenn *velans* stets ein *rubens*-Chromosom erhält und nicht umgekehrt, daß die vorderste Gone, aus der der Embryosack fast ausnahmslos gebildet wird, zu 25% *velans* + 1, zu 25% *rubens* —1, zu 25% *velans* und schließlich zu 25% *rubens* enthalten müßte. In Wirklichkeit ist *rubens* zahlenmäßig am stärksten vertreten. Wo vereinzelt Gonenkonkurrenz

gefunden wird, wird diese zu Ungunsten von *velans* auslaufen. Vor allem aber wird der Zerfall auf dem Tetradenstadium und im 1- und 2-kernigen Zustand häufiger bei *velans* und [*velans* + 1] auftreten. Immerhin scheint [*velans* + 3·y] nach den Ergebnissen der Selbstbestäubung lebenskräftiger als 7-chromosomiges *velans*. [*Rubens* —3·y] ist natürlich lebensunfähig. In dem untersuchten Fruchtknoten gelangten nur 12 Embryosäcke zur endgültigen Entwicklung, alle übrigen starben schon viel früher ab.

Die Störungen der aus der Flp-*rubivelutina* abgespaltenen *dependens* sind noch größer als die der 14-chromosomigen Stammform. Nur ganz wenige Gonen entwickeln sich bis zum fertigen Embryosack. Die größten Fruchtknoten zeigten nur zwischen 4 und 10 Embryosäcke. Die mikropylare Gone ist wieder die bevorzugte, daneben findet sich aber besonders auf dem 2-Kernstadium einige Male Gonenkonkurrenz. Vielleicht erreicht noch ein Teil der 2-kernigen Embryosäcke den fertigen Zustand vor dem Einwachsen des Pollenschlauches, der, nach den bisherigen Untersuchungen an Trisomischen zu urteilen, außerordentlich spät zu der Samenanlage vordringt. Die Zahl der Embryosäcke könnte dadurch verdreifacht werden.

Tabelle 4. Zahl der Samenanlagen in einem Fruchtknoten bei *Oe. biennis incana*, *Oe. biennis scintillans* und ihren Verbindungen.

	14-chrom. Form	incana-Form	% der norm.
biennis	528	637	121
albiflava	492	589	120
albivelutina	639	811	127
rubivelutina	714	776	109
Lam. aus bien. inc.	564	676	120
		scintillans-Form	
biennis	617	382	62
albilaeta	599	468	78
albiflava	492	438	89
albivelutina	769	545	76
albipercurva	466	295	63

Ein bei *Oe. biennis incana* und ihren *incana*-Bastarden durchweg auftretendes Merkmal ist der verlängerte Fruchtknoten. Auch de Vries nennt die Früchte seiner *biennis cana* lang und dünn (1925, S. 165). Der Verlängerung entspricht eine Vermehrung der Samenanlagen um etwa 20% (Tab. 4). Die Samenanlagen der *Oe. biennis incana* sind wiederum zum großen Teil untauglich. Eine ganze Reihe zunächst vergrößerter Gonen bleiben im 1- und 2-Kernstadium stecken oder zerfallen schon sofort nach der Tetradenbildung. Die 2-kernigen Zustände nehmen im unteren Teil des Fruchtknotens zu, die fertigen

Embryosäcke dagegen ab. Die häufig auftretende Konkurrenz zwischen zwei Embryosäcken findet ihre Erklärung in der Einkreuzung von *Oe. biennis* München, in der beide Komplexe in den Embryosäcken aktiv werden. Etwa ein Viertel der fertigen Embryosäcke war abnormal. Nach dem üblichen Verlauf der Kernbildung trat Degeneration ein. Die Kerne, die hier und da noch keine endgültige Anordnung zeigten oder neben sich noch einige Kleinkerne erkennen ließen, lösten sich auf. Oft waren sie in der schwarzen, geschrumpften Plasmamasse kaum zu sehen.

Bei *Oe. biennis scintillans* und ihren Verbindungen ist die Zahl der Samenanlagen wesentlich geringer als bei den 14-chromosomigen Pflanzen (Tab. 4). Die Werte schwanken zwischen 62 und 89% derjenigen bei normalen Formen. Im Durchschnitt beträgt die Verringerung rund ein Viertel. Fertige Embryosäcke wurden bei *Oe. biennis incana* 107 gezählt, von denen drei Viertel Konkurrenz zwischen der mikropylaren und der chalazalen Gone aufwiesen. Für gewöhnlich werden in *Oe. biennis* München weniger *rubens*- als *albicans*-Embryosäcke aktiv. Die Verbindungen *biennis scint.* × *Hookeri* (Nr. 57) und × PP-*albivelutina* (Nr. 56) zeigen aber, daß nach Einkreuzung von *Oe. biennis* München viel mehr als 50% *rubata*-Pflanzen aus der Nachkommenschaft hervorgehen. Die Gonenkonkurrenz muß also häufig zugunsten des *rubens*-Komplexes verlaufen. Ob der fertige Embryosack aus der obersten oder der untersten Gone entstanden war, ließ sich selten mit Sicherheit entscheiden. In einigen Fällen bilden die konkurrierenden Gonen einen zweiten vollständigen Embryosack aus, wie es von der normalen *Oe. biennis* München bekannt ist. Zerfall auf dem 1- und 2-Kernstadium wurde selten beobachtet. Die lebensunfähigen Verbindungen oder durch somatische Einwirkung gestörten Gonotokonten sterben auf oder noch vor dem Tetradenstadium ab. Neben den normalen Embryosäcken finden sich noch eine ganze Reihe von Samenanlagen — in diesem Falle 33 — mit degenerierten oder unfertigen 4-kernigen Stadien, deren Zahl wahrscheinlich vor der Befruchtung aus den Reihen der „normalen" noch weiter erhöht wird. Die durchschnittliche Samenzahl, aus 3 Früchten berechnet, betrug 79. Zu diesem Zweck wurden spontan bestäubte Früchte gewählt, die zur Befruchtung optimalen Bedingungen ausgesetzt waren, um möglichst jeden befruchtungsfähigen Embryosack zur Samenbildung zu veranlassen.

3. Polarisierung bei der Reduktionsteilung der Embryosackmutterzelle?

Bei strenger Zuordnung des überzähligen Chromosomes an einen der beiden Komplexe wird im allgemeinen die Nachkommenschaft tri-

somischer Formen bei Selbstbestäubung rein trisomisch sein. Das liegt vor allem daran, daß der 8-chromosomige Komplex im Pollen nicht aktiv werden kann. Die Bestäubung wird also lediglich von einem Komplex übernommen. Weiter war aber noch mit der Möglichkeit zu rechnen, daß der 7-chromosomige Komplex in den Samenanlagen deswegen nicht zur Entwicklung gelangt, weil der mikropylaren Gone bevorzugt der 8-chromosomige Komplex zugeteilt wird. Håkansson hat bei *Oe. Lamarckiana lata* das Umgekehrte beobachtet, „öfter acht Chr. in der chalazalen als in der mikropylaren Dyadenzelle" (1928, S. 155), aber er hält den Befund für eine zufällige Abweichung vom mechanischen Verhältnis. Dagegen hat z. B. Rudloff (1931, S. 424) polarisierte Verteilung für die 14-chromosomige *Oe. cruciata* (= *atrovirens*) aus den Züchtungsergebnissen erschlossen. Das Problem der Polarisierung wird auch von Renner (1940, S. 148) erörtert.

Da immer nur ganz wenige Embryosackmutterzellen gleichzeitig die Reifeteilung durchlaufen und geeignete Stadien deshalb schwer zu finden sind, mußte eine kleine Zahl klarer Bilder genügen. *Oe. Lam. mut. candicans* und *Oe. biennis mut. incana*, die beide eine einheitliche Nachkommenschaft besitzen, wurden näher untersucht. In 11 beobachteten Anaphasen und Interkinesen der *Oe. Lam. candicans* lag die 8-chromosomige Dyadenzelle sechsmal mikropylar. Das verträgt sich mit der Erfahrung, daß die Mutante 7- und 8-chromosomige Embryosäcke besitzt. Unter 19 auszählbaren Stadien der *Oe. biennis incana* wanderte das überzählige Chromosom neunmal mikropylarwärts. Ebenso zeigt die *Oe.* Fl p-*rubivelutina dependens* keine gerichtete Verteilung der Chromosomen; in 23 brauchbaren Teilungsstadien war der 8-chromosomige Komplex 14mal der oberen Gone zugeordnet. Eine Polarisierung der Reduktionsspindel inbezug auf die Verteilung der Chromosomen nach 7:8 kann daher bei keiner der Mutanten angenommen werden. Die Zuteilung des achten Chromosoms erfolgt nach dem Zufall, wie Håkansson vermutet hat. Darüber, ob eine Gone, gleichgültig ob sie 7 oder 8 Chromosomen besitzt, sich zum fertigen Embryosack entwickelt, entscheiden aber noch andere Momente, nicht nur die Lage in der Tetrade.

4. Der Pollen.

Wie in den Samenanlagen viel Ausfall festzustellen ist, so ist auch die Zahl der leeren Pollenkörner bei trisomischen Formen wesentlich höher als bei 14-chromosomigen Pflanzen. *Oe. Lamarckiana cana* und *candicans* besitzen weit mehr als 50% schlechte Pollenkörner; inaktiver Pollen (vgl. Renner) ist nur vereinzelt anzutreffen. *Oe. Lam.*

macilenta zeigt ein günstigeres Verhältnis; sie bildet noch reichlichen, guten Pollen. Bei *Oe. biennis incana* sind neben den leeren Pollenkörnern, die weitaus in der Mehrzahl vorhanden sind, zwei Sorten von mit Stärke gefüllten Körnern zu unterscheiden; neben normal aussehendem Pollen liegen vereinzelt außerordentlich prallgefüllte, kugelrunde Körner mit winzigen Keimporen. Viscinfäden werden im Pollen von *Oe. biennis incana* und *scintillans* so gut wie gar nicht gebildet.

Es war wünschenswert zu erfahren, ob das überzählige Chromosom die Pollenkörner der Trisomischen schon bald nach der Reduktionsteilung zum Absterben bringt. In Carnoy fixierte Pollenkörner von *Oe. Lamarckiana macilenta* konnten nach längerem Kochen in Eisessig-Carmin zu einer schwachen Rosafärbung gebracht werden. Das Eindringen des Carmins wird durch die dicke undurchlässige Exine außerordentlich erschwert. Doch gelang es in einigen Fällen, die Pollenmitose sichtbar zu machen. An drei Pollenkörnern von *Oe. Lam. macilenta* waren die 8 Chromosomen der Äquatorialplatte auszählbar. Es muß demnach angenommen werden, daß die „androletalen" Eigenschaften des 8-chromosomigen Komplexes erst nach dem Durchlaufen der Pollenmitose in Erscheinung treten und dann die Pollenkörner an der weiteren Entwicklung hindern. Damit stimmt auch überein, daß, wie Renner mitteilt, ausnahmsweise 8-chromosomige Pollenkörner aktiv zu werden scheinen (Renner 1940, S. 275).

Von *Datura* ist bekannt, daß Pollenschläuche mit einem überzähligen Chromosom oft zunächst im Griffel wachsen, aber dann platzen (Buchholz u. Blakeslee 1932). Von *Oe. biennis scintillans* wurden zur Prüfung des Verhaltens der Pollenschläuche kastrierte Blüten mit Pollen belegt und gebeutelt. Nach 12 Stunden wurden die Griffel abgeschnitten und in 70%igem Alkohol fixiert. Auf Handschnitten waren von insgesamt 38 eingewachsenen Pollenschläuchen in der Hälfte des Griffels nur 14 zu finden, und nur 7 Schläuche waren bis in den unteren Teil des Griffels gelangt. Geplatzte Schläuche wurden nicht gefunden.

Sowohl bei *Oe. Lam. macilenta* wie bei *Oe. biennis scintillans* und ihren Kreuzungen war das Vorkommen von vierlappigen Körnern im aktiven Pollen, aber auch unter den leeren Körnern häufig, wie die Tabelle zeigt, während bei allen übrigen 15-chromosomigen Formen wie bei normaler *Oe. Lamarckiana* und *Oe. biennis* höchstens vereinzelt ein abweichend gestaltetes Pollenkorn zu finden war. Die Übereinstimmung der beiden Mutanten in diesem Punkt ist überraschend, weil sie trotz habitueller Ähnlichkeit in ihrer Konstitution nichts gemein

haben. *Oe. Lam. macilenta* hat ja als Extrachromosom 2M3, und für *Oe. scintillans* kommt weder 1·2 in Betracht, weil dieses R enthält, noch 3·y, weil dieses die tris. *dependens* charakterisiert. Bei den Abkömmlingen der *Oe. Lam. macilenta* bewegt sich die Zahl derartiger Pollenkörner um etwa 10%, bei den von *Oe. biennis scintillans* abgeleiteten Formen ist die Schwankung viel größer; in der Verbindung *Oe. biennis scint.* × *Lamarckiana* besitzt die *albilaeta scintillans* 5,8% und der Zwilling *albivelutina scintillans* so gut wie gar keine 4-lappigen Körner (Tabelle 5). Auch die *albipercurva serpentina* zeigt einige große Pollenkörner mit vier Keimporen.

Tabelle 5. 4-lappige Pollenkörner bei *O. Lam. macilenta*, *Oe. biennis scintillans* und ihren Verbindungen.

Nr.	Verbindung	akt. Pollenk.	4-lappige Pollenk.	% an 4-lappigen Pollenk.
38.	Oe. Lam. macilenta	788	76	9,3
47.	Oe. flavilaeta macil.	449	41	9,1
47.	Oe. flavivelut. macil.	412	54	13,1
48a.	Oe. flavivelut. macil.	491	83	16,9
46.	Oe. Hookeri-laeta mac.....	384	37	9,6
51.	Oe. bien. scintillans.....	580	51	8,8
53.	Oe. albilaeta scint.	312	18	5,8
53.	Oe. albivelut. scint.	90	—	—
54.	Oe. albiflava scint.	84	8	9,5
61.	Oe. albipercurva scint.	112	6	5,4

Die Keimfähigkeit der 4-lappigen Körner von *Oe. biennis scintillans* wurde auf die von Renner (1919) angegebene Weise geprüft, indem der Pollen mit Narbenschleim auf ein Deckglas gestrichen und im hohlgeschliffenen Objektträger über 0.1 mol. NaCl-Lösung zum Keimen gebracht wurde. Die Keimversuche wurden erst sehr spät im Jahr durchgeführt, doch war an den wenigen keimenden Pollenkörnern zu sehen, daß die mit vier Lappen versehenen Pollenkörner ebenfalls einen Pollenschlauch bildeten. Da der Pollen auf der *biennis scintillans*-Pflanze wenig Aussicht hat, zur Befruchtung zu gelangen, wurde er auf eine *biennis gigas*-Pflanze gebracht. Leider waren die so gewonnenen Samen nicht keimfähig; ob deswegen, weil sie nicht mehr ausreifen konnten, oder weil sie keine tetraploiden Embryonen enthielten, ist nicht zu entscheiden. Über die Chromosomenzahl der 4-lappigen Mikrosporen hat also noch nichts ermittelt werden können.

Belege.

Nr.

I. Oe. Lamarckiana tris. cana.

1. Lamarckiana tris. cana (aus 36/237[1]): M p P - Lam. cana A selbst; Renner 1940 Nr. 1314 zweite Saat) selbst: 13 M-Lamarckiana normal; 2 nanella; 10 M-cana; 7 m-cana, darunter wahrscheinlich candicans, 3 Rosetten kamen nicht zur Blüte; 1 dependens. 38/135. — Nochmals gesät: 6 Lam. normal, davon 5 M, 1 m; 6 cana (davon 3 m?); 1 candicans; 1 scintillansartig. 29/310.
2. Lam. cana (aus 36/247: cana selbst; R.Nr. 1315) schmalbl. selbst: 8 M P - Lam. normal; 6 nanella; 1 p m - Lam.; 1 cana: 38/142.
3. Lam. cana (aus 36/249, Lam. cana × P P - albivelutina; R. Nr. 1321) 1 tiefrotkelchig kleinblütig selbst: 10 M P - Lam. normal; 5 M-cana; 3 m ?-cana, vielleicht 2 candicans dabei; 2 M M P - mira. 38/145. — Nochmals gesät: 6 M P - Lam. normal; 5 cana, davon 2 M und 3 m?. 39/317.
4. Lam. cana (aus 36/249) 2 rotkelchig kleinblütig selbst: 6 M - Lam. normal; 14 M-cana; 3 m-cana, vielleicht 2 candicans dabei. 38/146. — Nochmals gesät: 6 M P - Lam.; 8 cana, 5 M und 3 m?. 39/316.
5. Lam. cana (aus 36/252: Lam. cana kleinblütig selbst; R. Nr. 1315) 1 dunkelrotkelchig kleinblütig selbst: 6 M P - Lam. normal, 2 ebenso doch schmalblättrig; 2 M-cana; 2 m ? - cana; 1 m - candicans. 38/148. — Nochmals gesät: 2 M P - Lam. normal: 1 m ?-cana. 39/323.
6. Lam. cana (aus 36/252) 2 ziemlich großblütig selbst: 6 M-Lam., 2 P und 4 p; 5 M-cana; 4 m-cana (wahrscheinlich candicans). 38/149. — Nochmals gesät: 5 M P - Lam. normal; 1 nanella; 1 cana; 1 candicans. 39/324.
7. Lam. cana (aus 38/146, oben Nr. 4) kleinblütig selbst: 5 M P - Lam. normal; 3 m?-cana. 39/319.
8. Lam. cana (aus 36/249: Lam. cana × P P - albivelutina; R. Nr. 1321) 2 rotkelchig kleinblütig × albilaeta: 22 m P - Lam.; 1 M p - Lam. (crossover); 1 cana. 38/147.
9. Lam. cana (aus 38/146, oben Nr. 4) × albilaeta: meist m P - Lam.; 1 M p - Lam. (crossover), 1 cana?; 1 m - dependens. 39/320.
10. Lam. cana (aus 38/146) × P P - albivelutina: 1 M - cana. 39/321.
11. Lam. cana (aus 36/252 : Lam. cana kleinbl. selbst; R. Nr. 1316) 5 ziemlich kleinblütig × Hookeri: 38 velutina normal, blaß oder gescheckt, 33 m, teils PP teils p P, und 5 M p P (crossovers); 1 m P P - laeta normal (crossover); einige m - velutina cana, sehr schlank und hoch; 2 M-laeta cana, hochstenglig; 6 m - laeta candicans, plump, 4 rotstenglig hoch, 2 grünstenglig; 1 scintillansartig. 38/151.
12. Lam. cana (aus 38/146, oben Nr. 4) × Hookeri : 48 m-velutina normal, 46 m PP und p P, 2 M p P (crossovers); 4 M - laeta normal; 7 velutina cana blühend und 4 ähnliche Rosetten; 9 laeta cana und laeta candicans. 39/318.
13. Lam. cana (aus 36/252) 3 ziemlich großblütig × suaveolens: normal wenige M-laetiflava, viele m P-velutiflava, 7 m p-velutiflava, mindestens 1 M p-velutiflava (Nachkommen vgl. Nr. 34); 10 cana, davon 7 velutiflava (6 m P, 1 M P) und 3 p-laetiflava; 1 P-velutiflava macilenta, typisch; 5 dependens, teils laeta teils velutina. 38/152.
14. R-biennis München × Lamarckiana cana (aus 38/146, oben Nr. 4): 33 M-albilaeta; 66 m-albivelutina; 30 m R - rubivelutina, davon 1 nanella lata-artig; 1 hemigigas. 39/322.

1) Die Bestäubungen des Sommers 1936 sind noch von Herrn Prof. Renner ausgeführt, die betreffenden Samen sind erst 1938 und teilweise ein zweites Mal 1939 ausgesät worden.

2. Oe. Lamarckiana tris. candicans.

15. Lamarckiana candicans (aus 36/247: Lam. cana selbst: R.Nr. 1315) selbst: 14 m-candicans. 38/141. — Nochmals gesät: 7 m-candicans. 39/301.
16. Lam. candicans (aus 38/141) selbst: 1 m-candicans. 39/302.
17. Lam. candicans (aus 38/141) × Hookeri: 61 normale velutina; 27 PP-laeta candicans; 1 laeta-Abweicher; alle sind m. 39/303.
18. Lam. candicans (aus 38/141) × p-albivelutina: 3 m-Lam. candicans, alle P, im Wuchs etwas unterschiedlich. 39/304.
19. Lam. candicans (aus 38/141) × PP-albivelutina: 35 m PP-Lam. candicans. 39/305.
20. Lam. candicans (aus 38/141) × suaveolens: 54 velutiflava normal, 10 laetiflava candicans (besitzen P), 8 hemigigas; alle sind m. 39/306.
21. R-biennis München × Lamarckiana candicans (aus 38/141): 20 rubivelutina, davon 1 nanella; 60 albivelutina; alle normal, alle m. 39/307.
22. suaveolens × Lam. candicans (aus 38/141): 1 albivelutina, 6 flavivelutina; alle normal, alle m. 39/308.

---

23. p-laetiflava candicans (aus 36/244: Lam. cana × suaveolens; R.Nr. 1319) plump 1 selbst: 27 Pfl., einige laetiflava candicans, die anderen normal, wohl lutescens, teils der p-velutiflava ähnlich. 38/138.
24. Hookeri-velutina candicans (aus 38/151) selbst: 39 Sämlinge, fast alle blaß, normale Hookeri oder Hookeri-velutina; 1 cana-artige Rosette. 39/309.

3. Andere Abkömmlinge der Oe. Lamarckiana tris. cana.

25. M P-Lamarckiana (aus 36/247: Lam. cana selbst: R. Nr. 1315) schmalbl. selbst: 26 M P-Lam., davon 5 schmalbl.; 1 mira. 38/143.
26. M P-Lamarckiana (aus 38/143) schmalblättrig selbst: 24 M P-Lam. gleichförmig. 39/314.

---

27. mp-Lamarckiana (aus 36/248: Lam. cana × albilaeta; R.Nr. 1320) selbst: 121 m p-Lam. normal; 1 dependens, 1 cana. 38/144.
28. m p-Lamarckiana (aus 38/144) selbst: 35 m p-Lamarckiana normal; 1 dependens. 39/313.
29. m p-Lamarckiana (aus 38/144) × Hookeri: 115 Sämlinge, meist blasse m p P-velutina, etwa 10 laeta. 39/311.
30. m p-Lamarckiana (aus 38/144) × suaveolens: 137 Pfl., mehr p-velutina als laeta. 39/312.

---

31. M p-Lamarckiana (aus 36/252: Lam. cana selbst; R.Nr. 1316) kleinblütig selbst: 148 M p-Lam. normal; 1 dependens. 38/153.
32. M p-Lamarckiana (aus 38/153) selbst: 54 M p-Lamarckiana. 39/340.
33. M p-Lamarckiana (aus 38/153) × P P-albivelutina: 57 M P-Lamarckiana; 1 cana. 39/346.

---

34. M p-flavivelutina (aus 38/152, oben Nr. 13) selbst: 83 flavivelutina. M m, m m und M M, die M M vom Habitus der PP, mit kurzen Blättern, plumpen Knospen. 39/330.
35. M p-flavivelutina (aus 38/152) × PP-albivelutina: 65 Pfl., teils m p-flavens·P-velans, normale flavivelutina, teils Mp-flavens·P-velans, vom Habitus der P P, mit kurzen Blättern, plumpen Knospen, graulichrotem Stengel. 39/329.

---

36. m P P-Hookeri-laeta (aus 38/151; oben Nr. 11) selbst: über 100 Pfl.; viele m P P-Hookeri-laeta neben normaler Hookeri. 39/326.

---

37. Lamarckiana tris. mira (aus 38/143; oben Nr. 25) selbst: 29 P-mira, gleichförmig. 39/315.

4. Oe. Lamarckiana tris. macilenta.

38. P-Lamarckiana macilenta (aus 36/264: Lam. macilenta × albilaeta; R.Nr. 1344) selbst: 13 m-Lam. normal, 1 M?-Lam., 7 Lam. macilenta. 38/156. — Nochmals gesät: 5 Lam., 1 macilenta. 39/342.
39. P-Lam. macilenta (aus 36/256: Lam. macilenta F_3; R.Nr. 1341) selbst: 23 m-Lam. normal, 11 macilenta, 3 Lam. Abweicher, 1 dependens?. 38/155. — Nochmals gesät: 25 Lam. normal, 10 macilenta, 1 dependens. 39/341.
40. P-Lam. macilenta (aus 36/257: Lam. macilenta × albilaeta; R.Nr. 1343) selbst: 9 Lam. normal, 5 macilenta. 39/345.
41. P.-Lam. macilenta (aus 38/156) × albilaeta: 33 Lam. normal, darunter 1 p (crossover); 18 macilenta; 9 dependens. 39/343.
42. P-Lam. macilenta (aus 36/264) 1 × p-albivelutina: 2 mp-Lamarckiana normal. 38/157.
43. P-Lam. macilenta (aus 36/264) 2 × p-albivelutina: 2 m p-Lamarckiana normal. 38/162.
44. P-Lam. macilenta (aus 38/156) × p-albivelutina: hat nicht gekeimt. 39/344.
45. P-Lam. macilenta (aus 36/264) 3 × Hookeri: normal 23 velutina u. 9 laeta; macilenta 7 velutina und 2 laeta; die macilenta kam teilweise nicht mehr zur Blüte. 38/158.
46. P-Lam. macilenta (aus 36/264) 1 × Hookeri: normal 16 velutina u. 7 laeta, davon 2 PP (crossovers); macilenta 13 velutina und 4 laeta. 38/159.
47. P-Lam. macilenta (aus 36/264) 1 × suaveolens: normal 62 velutina u. 10 laeta; macilenta 14 velutina und 2 laeta; einige velutina dependens. 38/160.

---

48. p-Lam. macilenta (aus 36/265: Lam. macilenta × p-albivelutina; R.Nr. 1345) selbst: 19 p-Lam. normal, 6 p-macilenta, 1 breitbl. macilenta?, 1 p-dependens. 38/161.

48a. P-velutiflava macilenta (aus Renner Nr. 1329: Lam. cana × suaveolens) (1) selbst: velutiflava, 29 normal, 15 macilenta, 2 cana-artig. 38/140.

---

49. m P P-Hookeri-laeta (aus 38/159, oben Nr. 46) selbst: gekeimt 118 Pfl., meist blasse Hookeri; ins Freiland gesetzt 32 Pflanzen, teils P P-Hookeri-laeta teils Hookeri. 39/347.

5. Oe. biennis tris. scintillans.

50. biennis scintillans I (aus Wildsamen von Oe. biennis Jena; Renner 35/178) (1) im Garten frei bestäubt: normal 26 biennis, 1 albiflava, 1 albilaeta, 1 albipercurva; scintillans 44 biennis, 3 albiflava, 2 albipercurva, 2 albivelutina; 1 biennis gleichzeitig an scintillans und an lata erinnernd; 3 biennis hemigigas. Renner 36/172.
51. biennis scintillans (aus 36/172) × biennis München: 30 biennis normal, 48 scintillans. 38/163. — Nochmals gesät: 37 biennis normal, 47 scintillans; 1 hemigigas, ohne scintillans-Einschlag; 1 sektorial normal-gigas. 39/351.
52. biennis scintillans (aus 36/172) × Hookeri: normal 15 albata u. 1 rubata; 10 scintillans (wahrscheinlich nur albata). 38/164.

53. biennis scintillans (aus 36/172) × Lamarckiana: normal 7 albilaeta, 27 albivelutina, 2 rubivelutina; scintillans 5 albilaeta, 26 albivelutina, 2 Rosetten; 3 rubivelutina lataartig. 38/165. — Nochmals gesät: normal 15 albilaeta, 28 albivelutina, 3 rubivelutina; scintillans 9 albilaeta und 16 albivelutina; 2 rubivelutina lata-artig; 2 r-albilaeta hemigigas. 39/354.
54. biennis scintillans (aus 36/172) × suaveolens: 58 albiflava, 39 normal, 19 scintillans; keine rubiflava. 38/166. — Nochmals gesät: 18 albiflava, 10 normal, 8 scintillans; keine rubiflava. 39/356.
55. biennis München × biennis scintillans (aus 36/172): 13 biennis normal. 38/167.

---

56. biennis scintillans II (aus 38/163) × P P-albivelutina: normal 23 albivelutina und 49 rubivelutina; 7 albivelut. scintillans; 1 rubivelutina Abweicher, lata-artig wie in 38/165; 2 scint.? Abweicher. 39/348.
57. biennis scintillans II (aus 38/163) × Hookeri: normal 20 albata, 75 rubata; 2 scintillans, davon 1 r-albata, blühend, 1 R-rubata-Rosette gelbscheckig; 4 rubata lata-artig. 39/349.
58. biennis scintillans II (aus 38/163) × suaveolens: 4 albiflava normal; 28 rubiflava gelb, als Sämlinge gestorben. 39/350.

6. Bastarde der Oe. biennis tris. scintillans.

59. albilaeta scintillans (aus 38/165) × P P - albivelutina: normal 59 Lam. und 3 albivelutina; 5 albivelut. scintillans. 39/352.

---

60. albivelutina scintillans (aus 38/165) × albilaeta: normal 48 Lam. und 4 albilaeta; 2 Lam. scint.; 4 Lam. (?) mit zungenförmigen Blättern; 1 lata-artiger Abweicher. 39/353.

---

61. albipercurva scintillans × albipercurva normal (beide aus 36/172): 43 albipercurva, davon 38 normal, 5 scintillans niedrig. 38/184.

7. Oe. biennis tris. incana.

Herkunft: biennis Nidden mut. incana im Garten frei bestäubt: 54 incana, blaßgrün, meist biennis, wenige albiflava und P-albivelutina. Renner 36/103; vgl. R. 1937, S. 214, Nr. 730.

---

62. biennis incana I (aus 36/103) × biennis München: 95 biennis incana, 1 Abweicher, nanella-artig. 38/171. — Nochmals ausgesät: 46 biennis incana. 39/331.

---

63. biennis incana II (aus 38/171) × P P-albivelutina: 10 rubivelutina normal, 9 albivelutina incana. 39/333.
64. biennis incana II (aus 38/171) × Hookeri: 36 rubata normal; 15 albata und 3 rubata incana. 39/366.
65. biennis incana II (aus 38/171) × Lamarckiana: 1 albivelutina und 65 rubivelutina normal; 1 albilaeta schwach, 76 albivelutina und 2 rubivelutina incana, fraglich ob normal oder incana; warum so wenige laeta da sind, ist nicht klar. 39/332.

8. Bastarde der Oe. biennis tris. incana.

66. albiflava incana (aus 36/103) selbst: 20 gelbe Sämlinge gestorben, wohl lutescens; 6 albiflava incana. 38/172.

67. albiflava incana (aus 36/103) × suaveolens: 23 m-albiflava incana, 11 M-lutescens, zahlreiche gestorben; 1 trisomischer Abweicher. 38/173. — Nochmals gesät: 7 albiflava incana. 39/334.
68. biennis München × albiflava incana (aus 36/103) 2:48 flava normal, mehr grüne albiflava als gelbe rubiflava. 38/175.

---

69. albivelutina incana (aus 36/103) selbst: 1 albivelut. incana, 1 schmalbl., zwergiger Abweicher. 38/174.
70. albivelutina incana (aus 38/174) selbst: 8 Samen gekeimt, etwa 100 nicht gek.; 3 albivelut. incana; 3 Abweicher, schmalbl., zwergig wie in 38/174. 39/338.
71. albivelutina incana (aus 38/174) × albilaeta: 57 Lam. normal, 2 Lam. incana, davon nur eine Pfl. an schwachen Seitenästen blühend; keine albilaeta. 39/337.

9. Oe. albiflava tris. incana.

Herkunft: biennis cruciata × M-albiflava weißrandig: 73 albiflava, darunter eine incana (ursprünglich als albida bezeichnet) mit dünnen Stengeln, blassem Laub, kleinen Blüten. Renner 35/197; vgl. Renner 1936, S. 282.

---

72. albiflava incana (aus 35/197) (1) spontan bestäubt: 57 Pfl. meist groß und grün, nicht trisomisch, teilweise schwer zu definieren; 9 incana (ursprünglich als albida bezeichnet) dünnstenglig, blaßlaubig, kleinblütig, davon 6 p-albiflava, 6 P-albivelutina oder Hookeri-albata. R. 36/236.
73. albiflava incana (aus 36/236) selbst: 6 albiflava incana; 75 Samen nicht gekeimt, wohl flavens · flavens. 38/177.

---

74. Hookeri-albata incana (aus 36/236) × r-Lamarckiana: normal 55 Hookeri-velutina, 2 Hookeri-laeta, 3 albivelutina (davon 1 P P, crossover); incana 1 Hookeri-laeta, 4 albivelutina; niedrig lata-ähnlich 4 albivelutina. 38/176.

10. Oe. albipercurva tris. serpentina.

Herkunft: aus Wildsamen von P-albipercurva Jüterbog C gingen 52 normale albipercurva und 1 sehr schmalblättriger Abweicher mit dünnem geschlängeltem Stengel und langen dünnen Früchten hervor, Renner 35/168; vgl. Renner 1937, S. 196, Fig. 97; S. 216, Nr. 788. Die Mutante wird wegen der Stengelform tris. serpentina genannt.

---

75. albipercurva tris. serpentina (aus 35/168) spontan bestäubt: 15 Pflanzen, davon 8 normal (2 P-albipercurva, 3 p-albiflava, 3 P-albivelutina) und 7 serpentina (3 P-albipercurva, 2 p-albiflava, 2 Rosetten). Renner 36/155.
76. albipercurva serpentina × albipercurva normal (beide auss 36/155): 19 P-albipercurva, 14 normal, 5 serpentina. 38/178.
77. albipercurva serpentina (aus 36/155) × biennis München: 34 biennis, 26 normal, 8 serpentina; 1 breitblättriger Abweicher. 38/179.

---

78. albiflava serpentina (aus 36/155) 1 spontan bestäubt: 11 Pfl., davon 4 normal (biennis und albipercurva) und 7 serpentina (meist albiflava). 38/183.
79. albiflava serpentina (aus 36/155) 1 × suaveolens: 1 albiflava normal. 38/180.
80. albiflava serpentina (aus 36/155) 1 × r-Lamarckiana: 2 flavilaeta, 1 normal, 1 serpentina. 38/181.

Zusammenfassung der wesentlichen Ergebnisse.

Die Untersuchungen der *Oe.* M-*Lamarckiana* tris. *cana* und ihrer Kreuzungen bestätigen und erweitern die Befunde von Renner (1940). Das überzählige Chromosom 3·4 der *cana* fügt sich in der Diakinese entweder an die 14 verketteten Chromosomen als fünfzehntes an oder bildet mit dem 3·4-Chromosom aus *velans* ein Paar, das unter Umständen mit der Kette im Zusammenhang bleiben kann.

In der Nachkommenschaft der *Oe.* M-*Lam. cana* tritt eine früher als „plumpe *cana*" bezeichnete Mutante auf, die wahrscheinlich der Mutante *candicans* von De Vries ungefähr entspricht. Sie ist monomorph und hat die Konstitution $[1 \cdot 2 + 3 \cdot 4 - 2 \cdot 3]$-*gaudens·velans*, im 8-chromosomigen, nur ♀-aktiven *gaudens*-Komplex sind also die Enden 1 und 4 verdoppelt. Im Pollen ist nur normales *velans* aktiv, und auch die Mehrzahl der Embryosäcke enthält *velans*. In der Meiose bildet tris. *candicans* 2 Paare aus den Chromosomen 1·2 und 3·4.

Die Befunde an *Oe. Lamarckiana* tris. *macilenta* stimmen gut mit der Annahme von Renner (1940) überein, daß das überzählige Chromosom 2·3 ist. Das Extrachromosom wurde in der Diakinese sowohl an dem 1·2-Paar wie an der Kette hängend gefunden.

Crossing over am P-Locus sowie das Auftreten abgeleiteter trisomischer Mutanten sind in der Nachkommenschaft der *Oe. Lamarckiana cana* und *macilenta* häufiger als bei der normalen *Oe. Lamarckiana.*

Eine in der Nachkommenschaft der *Oe. biennis* aufgetretene trisomische Mutante *incana*, die durch graulichgrünes Laub, dünne Stengel, kleine Blüten, verlängerte Fruchtknoten, vermehrte Samenanlagen charakterisiert und wohl mit der von De Vries (1925) beschriebenen *biennis* mut. *cana* identisch ist, aber mit *Oe. Lamarckiana* mut. *cana* nicht wesensgleich sein kann, wurde analysiert. Das *incana*-Chromosom stammt aus dem 6er-Ring der *Oe. biennis*, es bildet in der Regel mit einem Chromosom dieses Ringes ein Paar, und mit nur wenigen Ausnahmen gliedert es sich bei der Embryosackbildung dem *albicans*-Komplex an, stammt also aus rubens. Die Beobachtung, daß das überzählige Chromosom in der *albivelutina* und ebenso in der *Hookeri-albata* die Bildung eines 9-gliedrigen Ringes hervorrufen kann, wird für die Ermittelung der Chromosomenformeln von *rubens* und *albicans* vielleicht verwertet werden können.

Die Abkömmlinge der ebenfalls schon von De Vries kurz beschriebenen *Oe. biennis* tris. *scintillans* zeigen besonders eindrucksvoll die gleichartige phänotypische Wirkung des überzähligen Chromosomes in den verschiedenen *albicans*-Verbindungen, nämlich denen mit

velans, *gaudens*, *flavens*, *Hookeri* und *percurvans*. Sie besitzen alle wie die Ausgangsform niederen Wuchs, schmale glänzende Blätter mit glatter Oberfläche und einen schlanken, gestreckten Blütenstand, kleine Blüten mit verminderter Zahl der Samenanlagen, zierlichen Antheren und spärlichem Pollen. Das *scintillans*-Chromosom bildet in der Reduktionsteilung oft mit einem Chromosom des 8er-Ringes der *Oe. biennis* ein Paar. Es ist anzunehmen, daß es sich um ein *rubens*-Chromosom handelt; um welches, ist noch nicht zu sagen. Durch die Kreuzung *Oe. (biennis scint* × *Lam). albivelutina scint.* × *albilaeta* wurden ein 15-chromosomiger *Lamarckiana*-Typus, der wohl der *Oe. Lamarckiana* mut. *scintillans* von De Vries entspricht, und eine weitere trisomische *Lamarckiana*(?)-Form von eigenartigem Habitus synthetisiert.

Unter den Nachkommen des Wildbastardes *Oe. (biennis* × *ammophila) albipercurva* wurde eine trisomische, dimorphe Mutante *serpentina* gefunden, in der ein *percurvans*-Chromosom verdoppelt zu sein scheint.

Die geringe Zahl keimfähiger Samen bei allen behandelten Trisomen legte eine Untersuchung der Embryosackentwicklung nahe. Überall wurden sehr zahlreiche untaugliche Samenanlagen gefunden, die nach dem Ablauf der Reduktionsteilung, mitunter erst nach der Ausbildung fertiger Embryosäcke abstarben. Vermutlich liegt die Ursache in der häufigen Entstehung unharmonischer Chromosomenkombinationen (siehe oben). Bei *Oe. Lamarckiana cana* und *candicans* sind die Samenanlagen großenteils verbildet und viel unregelmäßiger angeordnet als sonst.

Die Verteilung der Chromosomen in der Reifeteilung der Samenanlagen wurde bei *Oe. Lamarckiana candicans*, *Oe. biennis incana* und *Oe.* Fl p-*rubivelutina dependens* untersucht. In keinem Falle konnte eine Polarisierung der Reduktionsspindel, d. h. bevorzugte Wanderung des achten Chromosoms zu einem Pol, nachgewiesen werden.

Leere Pollenkörner werden bei allen Trisomischen in großer Zahl angetroffen. 8-chromosomige Pollenkörner durchlaufen wenigstens bei *Oe. Lamarckiana* tris. *macilenta*, die daraufhin geprüft wurde, die Pollenmitose, bevor sie funktionsunfähig werden; ob sie auch noch keimen können und erst im Griffel gehemmt werden, ist nicht bekannt.

Die vorliegende Arbeit wurde an der Botanischen Anstalt der Universität Jena ausgeführt. Für die stetige Hilfe und die vielen Anregungen im Verlauf der Untersuchungen danke ich Herrn Professor Renner aufs herzlichste, ebenso für die Überlassung einiger Photographien.

Zitierte Literatur.

Buchholz, J. T., and Blakeslee, A. F., Pollen-tube growth in primary and secondary 2n + 1 Daturas. Amer. Jour. Bot. 19, 604—626 (1932). — Catcheside, G., Chromosome configurations in trisomic Oenotheras. Genetica **15,** 177—201 (1933). — Ders., Origin, nature and breeding behaviour of Oenothera Lamarckiana trisomics. Jour. of Genetics **33,** 1—23 (1936). — Ders., The extra chromosome of Oenothera Lamarckiana lata. Genetics **22,** 564—576 (1937). — Cleland, R. E., Meiosis in the pollen mother cells of Oenothera biennis and Oe. biennis sulfurea. Genetics **11,** 127—162 (1926). — Ders. u. Oehlkers, F., Erblichkeit und Zytologie verschiedener Oenotheren und ihrer Kreuzungen. Jahrb. wiss. Bot. **73,** 1—124 (1930). — Darlington, C. D., The cytological theory of inheritance in Oenothera. Jour. of Genet. **24,** 405—474 (1931). — Dulfer, H., Die Erblichkeitserscheinungen der Oenothera Lamarckiana semigigas. Rec. trav. bot. néerland. **23,** 1—72 (1926). — Emerson, St., The genetic nature of De Vries' mutations in Oenothera Lamarckiana. Americ. Naturalist **69,** 545—559 (1935). — Ders., The trisomic derivatives of Oenothera Lamarckiana. Genetics **21,** 200—224 (1936). — Ford, C. E., Non-disjunction in Oenothera and the genesis of trisomics. Genetics **33,** 275—303 (1936). — Gates, R. R., and Nandi, H. K., The cytology of trisomic mutations in a wild species of Oenothera. Phil. Transact. Roy. Soc. London **225,** 227—254 (1935). — Goodwin, K. M., A trisomic Oenothera. Ann. of Bot. **47,** 89—100 (1933). — Håkansson, A., Über das Verhalten der Chromosomen bei der heterotypischen Teilung schwedischer Oe. Lamarckiana und einiger ihrer Mutanten und Bastarde. Hereditas **8,** 255—304 (1926) — Ders., Die Reduktionsteilung in den Samenanlagen einiger Oenotheren. Hereditas **11,** 129—181 (1928). — Ders., Zur Zytologie trisomischer Mutanten aus Oenothera Lamarckiana. Hereditas **14,** 1—32 (1930). — Japha, B., Die Meiosis von Oenothera II. Zsch. f. Bot. **34,** 321—369 (1939). — Marquardt, H., Die Meiosis von Oenothera I. Zsch. f. Zellforschg. u. mikr. Anatomie **27,** 159—210 (1937). — Overeem, C. van, Über Formen mit abweichender Chromosomenzahl bei Oenothera. Beih. Bot. Centralbl. **38,** 73—113 (1921); Fortsetzung ebenda **39,** 1—80 (1923). — Renner, O., Zur Kenntnis der Letalfaktoren und des Koppelungswechsels der Oenotheren. Flora **27,** 215—250 (1933). — Ders., Wilde Oenotheren in Norddeutschland. Flora **131,** 182—226 (1937). — Ders., Kurze Mitteilungen über Oenothera. II. Flora **132,** 319—324 (1938). — Ders., Kurze Mitteilungen über Oenothera. IV. Flora **134,** 145—158 (1940). — Ders., Zur Kenntnis der 15-chromosomigen Mutanten von Oenothera Lamarckiana. Flora **134,** 257—310 (1940). — Rudloff, C. R., Zur Polarisation in der Reduktionsteilung heterogamer Oenotheren. 1. Zsch. Abst.- und Vererbungsl. **58,** 422—433 (1931). — 2. Ebenda **65,** 147—179 (1933). — Ders. u. Schmidt, M., Untersuchungen über den Einfluß ungünstiger Witterungsverhältnisse auf die Reduktionsteilung und die Embryosackentwicklung bei verschiedenen Oenotheren. Planta **18,** 104—167 (1933). — Stomps, Th. J., Mutation bei Oenothera biennis L. Biol. Centralbl. **32,** 521—535 (1912). — Ders., Parallele Mutationen bei Oenothera biennis L. Ber. D. Bot. Ges. **32,** 179—188 (1914). — Ders., Sur Oenothera biennis mut. gigas, une nouvelle mutation tétraploïde. La Cellule **36,** 235—254 (1925). — Ders., Über die Mutationserscheinungen der Oenothera biennis L. Zsch. Abst.- u. Vererbungslehre. Suppl. II, S. 1405—1414 (1928). — Vries, H. de, Die Mutationstheorie. Bd. I, Leipzig 1901. — Ders., Über Sesquiplex-Mutanten von Oenothera Lamarckiana. Opera Collata VII, 451—485 (1923). — Ders., Die Mutabilität von Oenothera Lamarckiana gigas. Op. Coll. VII, 572—601 (1924). — Ders., Die latente Mutabilität von Oenothera biennis L. Op. Coll. VII, 633—681 (1925). — Ders., Über das Auftreten von Mutanten aus Oenothera Lamarckiana. Zsch. Abst.- u. Vererbungslehre **52,** 121—190 (1929). — Weidner-Rauh, E., Untersuchungen über die partielle Sterilität der Oenotheren. Zsch. Abst.- und Vererbungslehre **76,** 422—486 (1939).

FLORA

ODER ALLGEMEINE BOTANISCHE ZEITUNG

HERAUSGEGEBEN VON

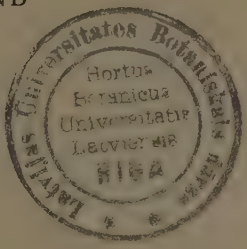
DR. O. RENNER

PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT JENA

NEUE FOLGE. 34. BAND

DER GANZEN REIHE 134. BAND

MIT 141 ABBILDUNGEN IM TEXT



587

JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1940

Alle Rechte vorbehalten
Printed in Germany

Druck von Ant. Kämpfe, Jena

Inhaltsverzeichnis.

Seite

† BÖTTICHER, R., und BEHLING, L., Licht, Transpiration, Salzaufnahme und Blattstruktur. Ein Beitrag zum Problem der Sonnen- und Schattenblätter. Mit 13 Abbildungen im Text 1— 44

BRÜCHER, HEINZ, Spontanes Verschwinden der Entwicklungshemmungen eines Artbastards. Mit 9 Abbildungen im Text . . . . . 215—228

DRAWERT, HORST, Zur Frage der Stoffaufnahme durch die lebende pflanzliche Zelle. II. Die Aufnahme basischer Farbstoffe und das Permeabilitätsproblem. Mit 5 Abbildungen im Text . . . 159—214

HERZOG, GUDRUN, Genetische und cytologische Untersuchungen über 15-chromosomige Mutanten von *Oenothera biennis* und *Oenothera Lamarckiana*. Mit 33 Abbildungen im Text . . . . . 377—432

JOHANNES, HEINRICH, Beiträge zur Vitalfärbung von Pilzmyzelien. Mit 22 Abbildungen im Text . . . . . 58—104

MÜNCH, ERNST, Weitere Untersuchungen über Druckholz und Zugholz. Mit 11 Abbildungen im Text . . . . . 45— 57

ÖZTIĞ, ÖMER FEVZI, Beiträge zur Kenntnis des Baues der Blattepidermis bei den Mesembrianthemen, im besonderen den extrem xeromorphen Arten. Mit 13 Abbildungen im Text . . . . . 105—144

RENNER, O., Kurze Mitteilungen über Oenothera. IV. Über die Beziehungen zwischen Heterogamie und Embryosackentwicklung und über diplarrhene Verbindungen. Mit 5 Abbildungen im Text . . . 145—158

RENNER, O., Zur Kenntnis der 15-chromosomigen Mutanten von *Oenothera Lamarckiana*. Mit 14 Abbildungen im Text . . . . . 257—310

ROUSCHAL, ERNST, Fluoreszenzoptische Messungen der Geschwindigkeit des Transpirationsstromes an krautigen Pflanzen mit Berücksichtigung der Blattspurleitflächen. Mit 7 Abbildungen im Text 229—256

RUGE, ULRICH, Kritische zell- und entwicklungsphysiologische Untersuchungen an den Blattzähnen von *Helodea densa*. Mit 9 Abbildungen im Text . . . . . 311—376

Verlag von Gustav Fischer in Jena

Abhandlungen von Dr. Hans Molisch

o. ö. Professor und Direktor
des pflanzenphysiologischen Instituts an der Universität in Wien
Vizepräsident der Akademie der Wissenschaften zu Wien
1922/25 Direktor des Biologischen Instituts der Kaiserl. Universität in Sendai

Herausgegeben von

Dr. Karl Höfler

Direktor des Pflanzenphysiologischen Instituts der Universität Wien

Band I

Mit 1 Titelbild, 17 Abbildungen im Text
und 32 zum Teil farbigen Tafeln

VIII, 388 S. gr.8° 1940 RM 30.—, geb. 32.—

Verzeichnis der Abhandlungen des 1. Bandes:

1. Das Offen- und Geschlossensein der Spaltöffnungen, veranschaulicht durch eine neue Methode (Infiltrationsmethode). Mit 1 Tafel. 1912 / 2. Über das Treiben von Pflanzen mittels Radium. Mit 2 Tafeln 1912 / 3. Über den Einfluß der Radiumemanation auf die höhere Pflanze. Mit 3 Tafeln. 1912 / 4. Über die Selbsterwärmung von Pflanzen in Dewargefäßen. Mit 3 Abbild. 1914 / 5. Über die Herstellung von Photographien in einem Laubblatte. Mit 1 Abbild. und 1 Tafel. 1914 / 6. Über einige Beobachtungen an *Mimosa pudica*. Mit 1 Tafel. 1915. / 7. Die Eiweißproben, makroskopisch angewendet auf Pflanzen. Mit 1 Tafel. 1916 / 8. Über das Treiben ruhender Pflanzen im Rauch. Mit 2 Tafeln. 1916 / 9. Über Blattstielkrümmungen infolge von Verwundung (Traumonastie). Mit 2 Tafeln. 1916 / 10. Über das Treiben von Wurzeln. Mit 2 Tafeln. 1917 / 11. Das Plasmamosaik in den Raphidenzellen der Orchideen *Haemaria* und *Anoectochilus*. Mit 1 Tafel. 1917 / 12. Über die Vergilbung der Blätter. Mit 1 Tafel. 1918 / 13. Über den mikroskopischen Nachweis und die Verbreitung gelöster Oxalata im Pflanzenreiche. Mit 1 Tafel. 1918 / 14. Das Chlorophyllkorn als Reduktionsorgan. Mit 1 Tafel. 1918 / 15. Aschenbild und Pflanzenverwandtschaft. Mit 3 Tafeln. 1920 / 16. Über den Wasserkelch der Blütenknospe von *Aconitum variegatum*. Mit 1 Abbildg. 1920 / 17. Über eine auffallende Farbenänderung einer Blüte durch Wassertropfen und Kohlensäure. 1921 / 18. Über den Einfluß der Transpiration auf das Verschwinden der Stärke in den Blättern. Mit 1 Abbildg. 1921 / 19. Über die Symbiose der beiden Lebermoose *Blasia pusilla* L. und *Cavicularia densa* St. mit Nostoc. Mit 1 Abbildg. und 2 Tafeln. 1924 / 20. Über die vermutlich ersten Lebewesen auf der Erde. 1924 / 21. Über die Kohlensäureassimilation toter Blätter. 1925 / 22. Über Kalkbakterien und andere kalkfällende Pilze. Mit 1 Tafel. 1925 / 23. Deutsche Kulturarbeit in Japan. (Rektorsrede). 1926 / 24. Über die Verwertung des Abnormen und Krankhaften in der Pflanzenkultur. Mit 2 Tafeln. 1928 / 25. Über ein bei den Kakteen vorkommendes, einen roten Farbstoff lieferndes Chromogen. 1928 / 26. Rote Wurzelspitzen. Mit 1 Abbildg. 1928 / 27. Über einen neuen Fall eines Anthocyanophors in der Fruchtoberhaut von *Gunnera chilensis*. Mit 1 Abbildg. 1928 / 28. Über die Farbwandlung einiger Blüten. Beobachtungen auf einer Forschungsreise in Indien. 1929 / 29. Neues über die Orchideenblüte. Mit 2 Tafeln. 1930 / 30. Ein neues Vorkommen von Cumarin. 1931 / 31. Über die Bedeutung des Lignins für die Pflanze. 1932 / 32. Heldentum in der Wissenschaft. 1933 / 33. Das knospenlose Internodium als Steckling behandelt. Mit 3 Abbildg. 1935 / 34. Über die Wunderwirkungen einer Pflanze auf die andere räumlich davon getrennte. Mit 5 Abbildg. 1937 / Verzeichnis der Veröffentlichungen von Hans Molisch. / Schriften und Aufsätze über Hans Molisch.

Verlag von Gustav Fischer in Jena *Neue Veröffentlichung*

Biologie der geschützten Pflanzen Deutschlands

Eine Einführung in die lebenskundliche Betrachtung heimischer Gewächse

Von

Dr. Walther Schoenichen
Direktor der Reichsstelle für Naturschutz i. R.
Honorarprofessor an der Universität Berlin

Mit 363 Abbildungen im Text und 16 Tafeln mit Lichtbildern

VIII, 248 S. gr. 8° 1940 RM 12.—, geb. 13.50

Inhalt: Die gesetzlichen Bestimmungen über den Schutz der Pflanzenwelt. / I. Die Achse und ihre Entwicklung. Farne. Bärlappe. Nadelhölzer. Federgras. Lilienblütige mit Rhizom oder Knolle. Zwiebelgewächse. Orchideen. Die Grundachsen der Hahnenfußgewächse. Die Seerose. Die Sonnentau-Arten. Rosettenpflanzen. Primelgewächse. Hochwüchsige Stauden. Zweikeimblättrige Holzgewächse. / II. Das Blatt. Nadelhölzer. Federgras. Lilienblütige. Orchideen. Hahnenfüßler. Hochstauden des Waldes. Dikotyle Holzgewächse des Waldes. Sträucher der Moore und des Hochgebirges. Alpenstauden. Polsterpflanzen. Stranddistel und Alpen-Mannstreu. Seerosen. Sonnentau. Farne und Bärlappe. / III. Befruchtung und Bestäubung. Farne und Bärlappe. Orchideen. Lilienblütige. Hahnenfußgewächse. Pollenblumen. Geschlossen bleibende Blüten. Blumen mit freiliegendem und mit halb verborgenem Nektar. Immen- und Hummelblumen. Falterblumen. Blumengesellschaften. Windblütler. / IV. Samen und Frucht. a) Verbreitung durch den Wind: Körnchenflieger. Blasenflieger. Scheibendrehflieger. Federschweifflieger. Schirmflieger. b) Verbreitung durch das Wasser. c) Verbreitung durch Tiere: Vögel, Ameisen. Verbreitung durch Klettvorrichtungen. d) Verbreitung aus eigener Kraft. / Sachverzeichnis.

Wenn die gesetzlichen Vorschriften für die unter Naturschutz stehenden Pflanzen ihren Zweck erreichen sollen, dann muß die Kenntnis jener Stauden, Farngewächse und Sträucher durch alle geeigneten Mittel der Aufklärung in alle Kreise der Volksgenossen getragen werden. An erster Stelle ist hier der biologische Unterricht der Schule zur Mitarbeit berufen. Dann hat die Reichsstelle für Naturschutz das „Taschenbuch der in Deutschland geschützten Pflanzen" herausgegeben, in dem aber die Lebenserscheinungen der Pflanzen nur andeutungsweise behandelt werden konnten. Das Taschenbuch bedarf daher einer Ergänzung, in der die Tatsachen der Entwicklungsgeschichte, der Anatomie sowie der Biologie von Stengel, Blatt, Blüte und Frucht ausführlicher erörtert werden und in der diejenigen Erscheinungen eingehender gewürdigt werden, in denen sich die Anpassungen an die Lebensbedingungen der Umwelt am deutlichsten offenbaren.

Diese Ergänzung wird in Schoenichens Buch gegeben. Der Verfasser stellt sowohl im Gesamtplan wie in allen Einzelschilderungen die ökologische (biologische) Betrachtungsweise in den Vordergrund und trägt dabei den Tatsachenbestand unter Verzicht auf alles schmückende Beiwerk, unter möglichster Vermeidung aller nicht allgemein geläufiger Fachausdücke schlicht und kurz vor. Die klare Auffassung aller Einzelheiten wird auch durch die in großer Zahl beigefügten Abbildungen angestrebt, die meist nach der Natur und nach eigenen Präparaten hergestellt wurden.